# Beziehungen zwischen Augenbau und Lebensweise bei einigen Raubkäfern der Familie Carabidae

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung der Doktorwürde genehmigt von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

Von
**Johannes Otto Hüsing**
aus Dortmund

Tag der Promotion: 11. Juni 1937
Tag der mündlichen Prüfung: 24. Februar 1937

1937

Druck von Karl Pfeiffer, Landsberg (Warthe)

N 27

# Beziehungen zwischen Augenbau und Lebensweise bei einigen Raubkäfern der Familie Carabidae

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung der Doktorwürde genehmigt von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

Von
**Johannes Otto Hüsing**
aus Dortmund

Tag der Promotion: 11. Juni 1937
Tag der mündlichen Prüfung: 24. Februar 1937

1937

Druck von Karl Pfeiffer, Landsberg (Warthe)

Referenten:

Dr. Boettger
Prof. Dr. Seidel

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meinen Eltern
in Dankbarkeit gewidmet.

# INHALTSVERZEICHNIS


A) EINLEITUNG ..... 7
B) MATERIAL UND TECHNIK ..... 9
C) ANATOMISCHER TEIL ..... 11
1. Der Bautyp des Auges der Carabinae ..... 11
a) Gestaltung der Cornea ..... 11
b) Die optischen Ganglien ..... 12
2. Optische Analyse der untersuchten drei Augenformen .... 14
a) Allgemeines ..... 14
b) Brechungsexponent ..... 14
c) Länge und Durchmesser der Cornealinse und des Kristallkegels ..... 15
d) Vorderer Krümmungsradius der Cornealinse ..... 17
e) Lichtstärke ..... 17
f) Elementarsehfeld ..... 18
g) Sehschärfe ..... 20
h) Gesamtsehfeld ..... 21
i) Gestalt der Augen und ihre Stellung am Kopfe, sowie die Frage nach dem binokularen Sehfeld ..... 22
3. Die Unterschiede der untersuchten drei Arten ..... 24
a) Allgemeines ..... 24
b) Pigmentierung ..... 25
c) Lage der Sehzellenkerne ..... 26
d) Das Verhältnis zwischen der Länge des Kristallkegels und der Cornea ..... 27
4. Der Anschluß an das Superpositionsauge ..... 30
D) PHYSIOLOGISCHER TEIL ..... 32
1. Die Beziehungen der anatomischen Ergebnisse zu den physiologischen Versuchen ..... 32
2. Beobachtung der lebenden Tiere ..... 32
3. Versuchsergebnisse (Vorbemerkungen) ..... 34
a) Carabus auratus L ..... 35
aa) Die Reaktionen ungeblendeter Tiere ..... 35
bb) Die Reaktionen geblendeter Tiere ..... 39
b) Carabus granulatus L ..... 40
aa) Die Reaktionen ungeblendeter Tiere ..... 40
bb) Die Reaktionen gegenüber farbbedingten verschiedenen Helligkeitswerten ..... 41
cc) Die Reaktionen gegenüber Schatten ..... 43
dd) Die Reaktionen geblendeter Tiere ..... 44
c) Calathus fuscipes Goeze ..... 45
aa) Die Reaktionen ungeblendeter Tiere ..... 45
bb) Die Reaktionen geblendeter Tiere ..... 46
E) ZUSAMMENFASSUNG ..... 48
F) LITERATURVERZEICHNIS ..... 51

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535713_0118

# A) EINLEITUNG.

Soweit in bisherigen Veröffentlichungen die Augen der Carabidae bearbeitet worden sind, handelt es sich in erster Linie um die Feststellung der anatomischen Einzelheiten, also Untersuchungen, in denen der Schritt zur Auswertung dieser Ergebnisse in physiologischer Hinsicht nicht gemacht wurden. Es sind in diesen Untersuchungen viele Carabidenarten geprüft worden, die im anatomischen Aufbau ihrer Sehorgane prinzipiell weitestgehende Uebereinstimmung zeigten, so die Untersuchungen von Kirchhoffer (11).

Erst in neuerer Zeit sind Untersuchungen durchgeführt worden, in denen mehr Wert auf die Physiologie des Auges gelegt wurde. Während ältere Autoren wie Grenacher (8), Exner (6) und Demoll (5) die physiologischen Eigenschaften des Auges aus seinem anatomischen Bau heraus erschlossen, sind in neuerer Zeit physiologische Untersuchungen mit lebenden Tieren angestellt worden. So hat Friedrichs (7) eine umfassende Bearbeitung der Sehorgane der Cicindelinen geliefert, in der die physiologische Bewertung des Cicindelinenauges aus den anatomischen Befunden erfolgt und durch Versuche gefestigt ist.

Diese letzteren Untersuchungen haben die Beziehungen zwischen der Anatomie des Auges und seinen Leistungen bei der ersten Unterfamilie der Carabidae, den Cicindelinae, eindeutig klargestellt. Die Cincindelen sind ausgesprochene Tagtiere und bei ihrer räuberischen Lebensweise in höchstem Maße auf ihre Augen angewiesen. Die Augen selbst zeigen eine ihren physiologischen Aufgaben entsprechende Bauform.

Während die eben genannte Unterfamilie Arten enthält, die als Tagtiere unter nahezu gleichmäßigen Bedingungen leben, umfaßt die zweite Unterfamilie der Carabidae, die Carabinae, Angehörige, die den verschiedensten ökologischen Bedingungen unterworfen und vor allem nur in sehr wenigen Fällen an das Tagleben angepaßt sind. Es ist bei diesen Arten ein entsprechend abgeänderter Bauplan des Auges zu erwarten.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen besteht zunächst darin, die Modifikationen des Augenbaues der beiden Unterfamilien zu vergleichen, sodann innerhalb der Carabinae drei in ihrer Lebensweise weitestgehend verschiedene Formen zu untersuchen, und die Beziehungen der Anatomie des Auges zur Lebensweise der Tiere zu prüfen. Es handelt sich um Carabus auratus L als Tagtier, Carabus granulatus L als Dämmerungstier und Calathus fuscipes Goeze als einen Laufkäfer, der noch später in der Dämmerung bis zur Nacht hin seinem Lebensunterhalt nachgeht.

Die Aufgabe wurde gestellt von Herrn Dr. Boettger, Privatdozent an der Universität Berlin, und gelangte im Zoologischen Institut der Universität zur Ausführung. Herrn Dr. Boettger bin ich für wertvolle

Anregungen und mannigfache Ratschläge zu herzlichem Danke verpflichtet, desgleichen Herrn Professor Dr. Seidel, Direktor des Zoologischen Institutes, für zahlreiche wertvolle Hinweise. Es sei auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Kuntzen, Kustos der Koleopterologischen Abteilung des Museums für Naturkunde der Universität Berlin, für bereitwilligste Ueberlassung von Material sowie das rege Interesse an den Untersuchungen herzlich gedankt.

## B) MATERIAL UND TECHNIK.

Zur Bearbeitung der vorliegenden Fragen, wie weit anatomische Verschiedenheiten und daraus zu folgernde physiologische Beziehungen zwischen den erwähnten Arten aufzufinden sind, ist zahlreiches Material herangezogen worden, vor allem Vertreter der extremsten Verhältnisse. Es wurden geschnitten:

Cychrus rostratus L
Carabus auratus L
— granulatus L
— nemoralis Müll.
— arvensis Hbst.
— clathratus L
— intricatus L
Leïstus ferrugineus L
Notiophilus pusillus Waterh.
Broscus cephalotes L
Calathus fuscipes Goeze
— melanocephalus L
— erratus Sahlb.
— micropterus Duftschm.
Agonum sexpunctatum L
— obscurum Payk.
Stomis pumicatus Panz.
Pterostichus niger Schall.
— nigritus F
— strenuus Panz.
— oblongopunctatus F
Poecilus lepidus Leske
— cupreus L
— coerulescens L
Amara spec.
Pseudophonus pubescens Müll.

Zum Vergleich wurden noch die Augen von Cicindela flexuosa Fbr. und Cicindela campestris L geschnitten.

In der Gruppierung ist der systematischen Gliederung Mrozek - Dahl's (15) gefolgt.

Die Laufkäfer lassen sich leicht halten, wenn man ihnen die nötige Feuchtigkeit gibt, deren Mangel sie nicht überstehen. Dagegen haben sie längere Fastenperioden von etwa 2 bis 3 Wochen sehr gut ausgehalten. Die Tiere sind teilweise monatelang am Leben gehalten worden.

Fixiert wurden die Köpfe in Carnoy-Gemisch, Dauer 15 Minuten. Nach dem Entwässern erfolgte dann die Einbettung über Methylbenzoat + Celloidin in Paraffin mit dem Schmelzpunkt von etwa 54° C.

Falle einer Diaphanolbehandlung darf die Entwässerung in den einzelnen Alkoholstufen, besonders den höheren Alkoholen, nicht zu lange Zeit in Anspruch nehmen, da die Präparate nur unnütz gehärtet werden. Es genügt eine Einwirkungsdauer von 30 Minuten. Das Spalten des Kopfes wird am besten sofort nach der Fixierung vorgenommen unter völligem Eintauchen in Alkohol absolutus.

Da das Chitin der Carabidae überaus hart ist, besonders bei den mehr dem Lichte angepaßten Formen, entstanden oft Dellen im Mikrotommesser. Außerdem war mit diesem Uebelstand ein starkes Splittern des Chitins verbunden, so daß vollständige Schnittbilder nur schwer zu erhalten waren.

Die Diaphanolmethode, mit der das Chitin erweicht werden sollte, wurde wieder aufgegeben, da das Splittern des Chitins nicht ausblieb, zugleich aber bei längerem Verweilen in Diaphanol die zarteren Gewebe des Auges Schaden nahmen durch starke Verquellungen. Um beides zu verhindern, wurde eine Methode von Baumgärtner (1) angewandt, bei der die Schnittfläche des Paraffinblockes vor jedem Schnitt mit 2%-Celloidinlösung überstrichen wurde. Sie bot nach dem Trocknen einen guten Zusammenhalt für das spröde Chitin. Die so erhaltenen Schnitte lassen sich auf die gleiche Weise wie nicht mit Celloidin bestrichene behandeln. Um ein späteres Abschwimmen der Schnitte zu vermeiden, wurde jeder belegte Objektträger noch in 0,5%-Celloidinlösung getaucht.

Die Entpigmentierung, die bei den mit Diaphanol behandelten Objekten überflüssig war, erfolgte mit Hennings'scher Flüssigkeit nach folgender Zusammensetzung: 100 ccm 80% Alkohol, 50 ccm Glycerin, 4 ccm conc. Salpetersäure. Zur Färbung erwies sich Haematoxylin nach M. Heidenhain ausreichend.

## C) ANATOMISCHER TEIL

### 1. Bautyp des Auges der Carabinae.

#### a) Die Gestaltung der Cornea.

Im Auge der Carabinae tritt uns ein ganz einheitlicher Typ entgegen. Es handelt sich in allen untersuchten Fällen um Appositionsaugen, also um Formen, die in erster Linie auf das Leben im helleren Lichte eingestellt sind. Die Umstellung auf das Leben in der Dämmerung und in der Nacht äußert sich demnach noch nicht darin, daß bereits ein Superpositionsauge voll entwickelt wäre.

In dieser Einheitlichkeit bilden die Augen der Carabinae einen Gegensatz zum Aufbau des Cicindelinenauges. Während die Cicindelinae nach den Untersuchungen Friederichs' Tiere sind, die sich hauptsächlich optisch orientieren, trifft das bei den Carabinae nicht zu, wie im Verlaufe dieser Arbeit gezeigt werden soll. Im Zusammenhang mit den erhöhten Anforderungen, die an das Auge der Cicindelinae gestellt werden, steht die Ausbildung der Cornea. Sie ist in bezug auf die Länge in den einzelnen Regionen des Auges abhängig von der Länge der gesamten Facette. Hesse (9) hat gezeigt, daß die längeren Facetten miteinander einen geringeren Divergenzwinkel bilden und in diesen Komplexen eines Insektenauges eine größere Sehschärfe vorliegt gegenüber den Gebieten des gleichen Auges, in dem die Facetten kürzer sind und einen entsprechend größeren Divergenzwinkel miteinander bilden.

Im Auge der Cicindelinae liegen nun die längsten Facetten, also die Gebiete schärfsten Sehens, in der Mitte des Auges. Dementsprechend sind auch die Cornealinsen in den medialen Partien des Auges größer, so daß die Cornea im Querschnitt ein ganz charakteristisches Bild ergibt, wie es Abb. 1 zeigt. Von der Mitte her werden die Cornealinsen zu den Rändern des Auges gleichmäßig kürzer, so daß die Cornea sich im Querschnitt sowohl frontalwärts als auch thorakalwärts verjüngt.

Anders liegen die Verhältnisse bei den hier untersuchten Augenformen. Die Abb. 6—8 veranschaulichen es. Es zeigt sich nun bei all diesen Formen, daß die Längenverhältnisse der Facetten in den einzelnen Gebieten des Auges sich gerade entgegengesetzt den Verhältnissen des Cicindelenauges verhalten. Da die Carabinae nicht Augentiere sind wie die vorerwähnte Gruppe, fallen die Facetten größerer Länge in ganz andere Regionen. Vor allem sind die frontal gelegenen Facetten durch ihre Länge gegenüber allen anderen ausgezeichnet. In einem späteren Kapitel wird darauf noch näher eingegangen werden.

Das Bild des Corneaquerschnittes zeigt nun, daß zu den im frontalen Teil besonders langen Facetten auch längere Cornealinsen gehören. Ähnlich liegen die Verhältnisse bezüglich der Cornealinsen-

länge in den thorakalen Bezirken, also den nach rückwärts weisenden Teilen des Auges. Die Cornea verjüngt sich demnach von den Rändern des Auges her, dort breit ansetzend, zur Mitte hin. Dieses Charakteristikum war bei allen untersuchten Formen gleichmäßig aufzufinden. Selbst bei Notiophilus pusillus Waterh., dessen Stellung der Augen an die der Cicindelen erinnert, da sie sehr weit halbkugelig vorgewölbt und weit nach vorn herumgelagert sind, besitzt die Cornea einen Querschnitt, der dem der anderen Carabinae entspricht.

Krumbiegel (12) kommt zwar im Laufe seiner Untersuchungen zu der Feststellung, daß „die Cornealinsen der Peripherie des Facettenauges allgemein etwas größer sind" doch sagt er an anderer Stelle, daß die Cornealinsen bei den von ihm untersuchten Nachtaugen seitlich kürzer als am Pole des Auges seien. Ebenso stellt er die gleichen Verhältnisse, längere Cornealinsen am Augenpol, bei Carabus auratus L. fest. Dem ist nach den vorhergegangenen Ausführungen gegenüberzustellen, daß bei einer Form wie Carabus granulatus L, wie Abb. 7 zeigt, eine erhebliche Verlängerung gerade der peripheren Cornealinsen gegenüber den lateralen festzustellen ist. Ähnlich ist es bei Calathus fuscipes Goeze. Abb. 8. In nicht so stark ausgeprägtem Maße zeigt sich dieses Verhalten auch bei Carabus auratus L im Gegensatz zu den Ausführungen Krumbiegels. Aus den Tabellen 1—3 ist das Längenverhältnis zwischen frontalen und lateralen Cornealinsen gut zu entnehmen. Es kann also m. E. das Charakteristikum der größeren Cornealinsenlänge in den verschiedenen Augenbezirken nicht als Unterscheidungsmerkmal physiologisch verschiedener Typen in der Reihe der Carabinae aufgefaßt werden, da, soweit das vorliegende Untersuchungsmaterial zeigt, bei allen Formen die Cornealinsen der randständigen Partien länger sind als die der lateralen.

### b) Die optischen Ganglien.

Die optischen Ganglien der Carabinae weichen in ihrem Aufbau von der Gestalt bei den Cicindelen in einigen Punkten ab. Die Lamina ganglionaris ist, wie Abb. 2 zeigt, bei weitem nicht so breit wie sie in der Abbildung Friederichs für Cicindela dargestellt ist. Sie wirkt daher viel länger. Man kann sehr gut in ihr die querverlaufenden parallel gelagerten Nervenbündel sehen, die sich weiter fortsetzen in die Nervenfasern der äußeren Kreuzung.

Diese Kreuzung ist kleiner als bei Cicindelen, so daß die Medulla externa die mittlere Fibrillenmasse, sehr nahe herangerückt an die Lamina ganglionaris. Die Medulla externa selbst hat die Gestalt einer [illegible] deren distale Hälfte einen größeren Krümmungsradius aufweist als die proximale. Sie besteht hauptsächlich aus Glomerulusmaterial, aus dem sich die zum proximalen Teil hin zusammenlaufenden Nervenbündel [illegible] und durch den ganzen Komplex hindurch zu verfolgen sind. Am proximalen Scheitelpunkt treten dann die Nervenbündel [illegible] zu einer allerdings sehr kurzen Kreuzung zusammen und [illegible] in die Medulla interna über, von der aus sie in einem dicken [illegible] Proximalwärts hinführen. Auch die Masse der Medulla [illegible] in der Hauptsache aus Glomerulensubstanz

zusammen, doch kann man hier ebenfalls den Verlauf der Nervenbündel beobachten.

Bei Cicindela liegt eine Teilung der Medulla externa in drei Schichten vor, ähnliche Verhältnisse zeigen Dytiscus und Cetonia. Doch stellt sich das entsprechende Gebilde der Carabinae als zusammenhängende Masse dar, bei der keine weitere Teilung in Schichten festzustellen ist, als daß der distale Teil eine ausgeprägtere Parallelschichtung der Nervenbündel zeigt, während der restliche Teil von Glomerulensubstanz überwiegend erfüllt ist. Von einer äußerst kleinen Schicht, die aus Nervenfasern in sehr lockerer Schichtung besteht und mitten durch die Medulla externa bei Cicindela hindurchläuft, war nichts zu bemerken. Eine ebensolche Schicht fehlt auch der Medulla interna der Carabinae.

Die Ganglien werden ringsum eingehüllt von Ganglienzellkernen, die besonders in dem distalen Komplex der Ganglien in reichlicher Masse auftreten. Etwa in Höhe der zweiten Kreuzung befinden sich Zellen größerer Gestalt, die nach Friederichs wahrscheinlich als Belagzellen des Protocerebrums aufzufassen sind. Sie ziehen neben der Medulla interna entlang, immer noch vermischt mit Ganglienzellkernen, und begleiten den von der inneren Fibrillärmasse auslaufenden Nervenstrang.

Ein Vergleich der einzelnen Ganglien untereinander zeigt, daß bei den Carabinae die Medulla externa die größte Ausdehnung besitzt, die Lamina ganglionaris dagegen deutlich abfällt, während die Ganglien bei Cicindela von der Lamina ganglionaris, als dem größten Ganglion, bis zur Medulla interna gleichmäßig an Größe abnehmen.

Die aus den einzelnen Ommatidien kommenden Nervenfasern vereinigen sich zunächst zu schwächeren Nervenbündeln, die sich zu den optischen Ganglien hin mit den benachbarten Nervenbündeln zusammenschließen. Dadurch bilden sie schließlich dicke Nervenstämme, die sich an die Lamina ganglionaris anschließen.

In früheren Untersuchungen fand man, daß diese zuführenden Nervenstämme bei Tag- und Nachtinsekten ganz verschiedene Längenverhältnisse aufwiesen. Während Tagschmetterlinge und besonders Cicindela sehr kurze Nervenbündel besitzen, liefen Formen, die nicht in dem Maße von hellen Sonnenlichte abhängig sind, eine sehr viel längere Nervenbündelbahn. Dieses Verhältnis findet sich bei den hier untersuchten Carabinae in sehr deutlicher Ausprägung.

Da eine solche sehr verlängerte Nervenbündelschicht auch bei Nachtschmetterlingen vorliegt, ist nicht anzunehmen, daß dieser Charakter mit dem binokularen Sehvermögen in Zusammenhang steht. Vielmehr werden diese Unterschiede wohl eine andere physiologische Bedeutung haben.

Die Tracheen verlaufen sowohl zwischen den Nervenbündeln und -stämmen als auch direkt zwischen den optischen Ganglien und sogar durch diese hindurch.

## 2. Optische Analyse der untersuchten drei Augenformen.

### a) Allgemeines.

Die Optik des Facettenauges ist bereits mehrfach untersucht worden, jedoch haben die meisten Autoren die Optik gerade des einzelnen Ommatidiums übergangen und sich nur den optischen Verhältnissen des gesamten Facettenauges zugewandt. Die Erkenntnisse, die Exner als erster aus seinen Untersuchungen über die Optik des Ommatidiums gewonnen hat, sind später übernommen und auf die Optik des Gesamtauges übertragen worden.

Exner und Demoll haben in zusammenfassenden Schriften ausführlich die Optik des Facettenauges geschildert, so daß zur Erläuterung dieser Verhältnisse auf beide Autoren verwiesen werden kann.

Will man die Leistungsfähigkeit eines Facettenauges erkennen, so muß zunächst die Optik des Ommatidiums bekannt sein, um mit diesen Ergebnissen die Optik der Gesamtheit aller Ommatidien erfassen zu können.

Da es sich im Verlauf der in das Ommatidium einfallenden Lichtstrahlen um den Durchgang durch verschiedene Medien handelt, gilt es zunächst die Abweichung festzustellen, die der Lichtstrahl beim Eintritt in die Cornea erfährt, also deren Brechungsexponenten.

Der Unterschied zwischen Appositions- und Superpositionsaugen besteht in der Hauptsache darin, daß bei letzteren der dioptrische Apparat, der sich aus Cornea und Kristallkegel zusammensetzt, einen Linsencylinder von der Länge der doppelten Brennweite darstellt. Beim Appositionsauge besitzt er nur etwa die Länge der einfachen Brennweite, so daß also bei diesem Augentyp, dem sämtliche untersuchten Augen angehören, der hintere Brennpunkt auf oder nahe an der proximalen Begrenzung des Linsencylinders liegt.

Es sind weiterhin noch der Krümmungsradius der Cornea und die Maße der einzelnen Bestandteile der Facette festzustellen. Die andern Werte können aus den vorliegenden errechnet werden. Die Optik des Komplexauges nimmt dann Bezug auf diese Ergebnisse, wobei noch Stellung und Größe der einzelnen Ommatidien zu berücksichtigen sind.

### b) Brechungsexponent.

Zur Bestimmung ihres Brechungsexponenten wurde die Cornea in Teile zerstückelt und in verschiedenen Medien unter dem Deckglas eingebettet. Da das parallel in das Mikroskop einfallende Licht infolge ungehinderten Durchgangs durch Flüssigkeit und Objekt keinen Effekt hervorruft, sondern alles nahezu gleichmäßig hell erscheinen läßt, erfolgte die Beobachtung mit kleinster Oeffnung der am Beleuchtungsapparat befindlichen Irisblende. Die Wirkung der Cornealinse als Bikonvexlinse in einem Medium mit niederem Brechungsexponenten ruft eine Zentrierung der Lichtstrahlen hervor. Dadurch erhält man bei Einstellung etwas oberhalb der Cornealinse eine scharf umrandete helle Kreisfläche, der ein dunkler Ring außen anliegt. Stellt man den Tubus so ein, daß die Ränder der Cornealinsen scharf erscheinen und

hebt ihn bis zur Scharfeinstellung der zentralen lichthellen Kreisfläche, so „scheint die Helligkeit in das höherbrechende Medium hineinzuwandern“ (Schmidt (18)), d. h. also in diesem Falle in das Chitin.

Ist das umgebende Medium höherbrechend, so erhält man durch Umkehr der Verhältnisse folgenden Effekt. Infolge der Wirkung des Chitins als Bikonkavlinse werden die Strahlen von ihrem Zentrum weggebrochen. Es erscheint also inmitten der Cornealinse eine dunkle Stelle, während der helle Ring der nach außen gebrochenen Strahlen immer weiter an die Peripherie rückt.

Da neben anderen Autoren wie Baumgärtner und Scheuring (17) allgemein für Insektenchitinlinsen und im besoderen für die Cornea von Cicindela der Brechungsexponent von n = 1,52 aufgefunden wurde, lag die Vermutung nahe, daß infolge der nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Carabinae und Cicindelinae auch bei ersteren der gleiche Brechungsexponent vorhanden sei.

Die empirische Feststellung ergab für Carabus auratus L den Wert n = 1,52. Er liegt zwischen Chlorbenzol (n = 1,5240) und Aethylenbromid (n = 1,5396). Während im Chlorbenzol noch die Scharfeinstellung des hellen Zentrums möglich war, trat im Aethylenbromid bereits an seiner Stelle der dunkle Kern auf. In gleichem Maße ergab sich für Carabus granulatus L und Calathus fuscipes Goeze der Brechungsexponent als n = 1,52.

### c) Länge und Durchmesser der Cornealinse und des Kristallkegels.

Cornealinse und Kristallkegel, gemeinsam als dioptrischer Apparat bezeichnet, sind die Teile des Auges, die in ihrer Gestaltung für die Ausnutzung der einfallenden Lichtstrahlen von großer Bedeutung sind. Nicht nur der Durchmesser der Cornealinse für die Berechnung der Lichtstärke, sondern auch die Längenwerte des Kristallkegels und der Cornealinse werden im folgenden besondere Beachtung finden.

Die Messungen wurden an Hand zahlreicher Schnittserien durchgeführt. Da der Hauptwert auf die Unterschiede zwischen den frontalen, d. h. den nach vorn weisenden Ommatidien und den lateralen, also den nach der Seite gerichteten, im Scheitelpunkt des Auges befindlichen, gelegt wurde, kamen für die Untersuchungen nur Horizontalschnitte in Betracht. Die Messungen sind in Tab. 1—3 zusammengefaßt. Die Maße sind in mm angegeben. Soweit es sich bei den Angaben um die Längenverhältnisse eines vorderen Ommatidiums handelt, beziehen sie sich immer auf das vorderste Ommatidium.

Die Messungen sind nach der variationsstatistischen Methode ausgewertet (Johannsen (10)). In den Tabellen finden sich die Angaben über die Streuungsweite und den mittleren Fehler der Ablesungen. Den folgenden Angaben über die Maße der einzelnen Elemente liegt stets der Mittelwert M zugrunde, der nach obiger Methode aus einer Vielzahl von Messungen berechnet wurde. In welchem Maße er schwankt, ergibt sich in den Tabellen aus dem Wert M ± m. Ebenfalls finden sich dort die Werte, die den Beweis erbringen, daß die vorhandenen Mittelwerte tatsächlich verschieden sind.

Wie bereits über die Gestaltung der Cornea zu Abb. 6—8 beschrieben wurde, besitzen die peripheren Cornealinsen eine größere Länge als die medialen. Es ergab sich für die Länge der Cornea im frontalen Bezirk von Carabus auratus L der Wert von Lc = 0,128 mm (Tab. 1). Dagegen beträgt die Cornealänge im lateralen Bereich nur Lc = 0,098 mm. Die Länge des Kristallkegels beträgt in beiden Fällen Lk = 0,039 mm.

Bei Carabus granulatus L und Calathus fuscipes Goeze, die im Gegensatz zur vorigen Art das helle Tageslicht meiden, sind die Werte der Cornealinsenlänge erheblich geringer, während die der Kristallkegel größere Ausmaße erreichen, ein Umstand, auf den in einem späteren Kapitel noch eingegangen werden wird.

So ergab sich für die Länge der Cornea bei Carabus granulatus L frontal Lc = 0,077 mm und lateral Lc = 0,058 mm (Tab. 2). Im Gegensatz zu Carabus auratus L sind bei dieser Art auch die Längenwerte der Kristallkegel in den einzelnen Bezirken verschieden. Im vorderen Ommatidium beträgt Lk = 0,048 mm, in einem lateralen nur Lk = 0,042 mm.

Die kleinere Form Calathus fuscipes Goeze zeigt natürlich noch kleinere Werte (Tab. 3). Die Länge der Cornea im frontalen Bereich beträgt Lc = 0,062 mm, im lateralen Lc = 0,044 mm. Bei dieser Art ist ebenfalls die Länge der Kristallkegel verschieden. Es ergab sich frontal Lk = 0,048 mm, ein Wert, der dem bei Carabus granulatus L gefundenen gleicht, während der laterale Wert Lk = 0,040 mm nicht ganz den von Carabus granulatus L erreicht.

In dem zwischen den gemessenen Augenteilen liegenden Bereich findet ein allmählicher Uebergang statt, der sich von den Augenrändern her sehr schnell vollzieht, wie Abb. 6—8 zeigen.

Der Durchmesser der Cornea kann auch für den Kristallkegel Anwendung finden, da letzterer in nahezu der gleichen Breite sich eng an die proximale Begrenzungsfläche der Cornea anschließt, wobei die Zellkerne der den Kristallkegel bildenden Zellen, die Semperschen Kerne, vollständig an den Rand der Kristallkegelscheide verdrängt werden.

Bei der Messung ergab sich, daß die Werte in den einzelnen Bezirken ebenfalls verschieden waren entsprechend der Ausbildung der Längenverhältnisse. Je länger nämlich die Facette wird, desto kleiner ist der Durchmesser der Cornea verglichen mit kürzeren Facetten desselben Auges. Für Carabus auratus L resultierten die Werte frontal Dc = 0,045 mm, lateral Dc = 0,028 mm. Bei Carabus granulatus L besitzt die Cornea einen geringeren Durchmesser, der fast den Werten der dritten Art gleichkommt. Es beträgt der Durchmesser frontal Dc = 0,023 mm, lateral Dc = 0,025 mm dementsprechend für Calathus fuscipes Goeze frontal Dc = 0,021 mm, lateral Dc = 0,024 mm.

Daß diese Mittelwerte von Dc, die sich bei Berücksichtigung ihres dreifachen mittleren Fehlers nur in der dritten Dezimale ändern, wirklich verschieden sind, wenn man die Werte für jede Art im frontalen und lateralen Bereich miteinander vergleicht, zeigen die Tabellen 1—3. Der Wert m. F. beträgt in allen Fällen ± 0,0008, während die Diffe-

renz der Mittelwerte 0,003 beträgt.

### d) Vorderer Krümmungsradius der Cornealinse.

Da die Corneaoberfläche, zugleich im Besitze einer eigenen Krümmung, sich der Krümmung des ganzen Facettenauges anschließt, bietet es Schwierigkeiten, den genauen Wert dafür festzulegen. Jedoch kann man diese Abweichung außer Acht lassen, weil ja die beiden miteinander vereinigten Krümmungswerte eine einheitliche Wirkung erzielen. Weitere Schwierigkeiten treten auf durch den geringen Durchmesser der Cornealinse.

Bei den Messungen wurde nach folgendem Konstruktionsverfahren vorgegangen. Gemäß Abb. 3 wurde zunächst mittels Zeichenapparates die Krümmung der Corneaoberfläche AB nachgezogen. Danach wurde AB halbiert, indem um beide Punkte Kreise mit gleichem Radius geschlagen wurden. Die Schnittpunkte beider Kreise wurden verbunden und die Schnittlinie über den auf der Konkavseite der Krümmung liegenden Schnittpunkt hinaus verlängert, da sie gleichzeitig der Radius der Krümmungsstrecke AB ist. Um die so erhaltene Mitte C von AB wurde ein Kreis mit beliebigem Radius geschlagen, dessen Schnittpunkte mit um A und B bei gleichem Radius geschlagenen Kreisen durch Schnittlinien verbunden wurden. Sie schneiden den Radius in M und legen dadurch den Mittelpunkt des Kreises fest, von dem die Krümmungsstrecke AB ein Ausschnitt ist. Als Krümmungsradius ist dann die Strecke CM zu messen. Mit Hilfe des Zeichenapparates und Meßokulars muß dann der so erhaltene stark vergrößerte Radius an Hand eines mikroskopischen Vergleichsobjektes in den richtigen Maßstab übertragen werden.

Die Mittelwerte des vorderen Krümmungsradius der frontalen und lateralen Region zeigen bei der Berechnung mittels der variationsstatistischen Methode bei allen drei Arten keine Verschiedenheiten, so daß als Maß des vorderen Krümmungsradius der aus den Berechnungen sich ergebende Mittelwert in Tabelle 4 gegeben ist. Danach ergab sich für Carabus auratus L der Wert von $r = 0{,}073$ mm, für Carabus granulatus L $r = 0{,}053$ mm und Calathus fuscipes Goeze $r = 0{,}093$ mm.

Der Krümmungsradius der proximalen Begrenzungsfläche der Cornealinse kann unberücksichtigt bleiben, da letztere mit dem Kristallkegel zusammen als dioptrischer Apparat ein einheitliches Linsensystem darstellt.

Nach den Untersuchungen Exners spielt der Krümmungsradius der proximalen Begrenzungsfläche des Kristallkegels beim Brechungsvorgang keine maßgebende Rolle, sondern „vielmehr beruht die Wirkung des Kristallkegels, wenigstens großenteils, auf seiner Schichtung, die ihn zum Linsenzylinder stempelt“ (Exner). Es kann daher von einer Bestimmung dieses Krümmungsradius abgesehen werden.

### e) Lichtstärke.

Da sich der lichtdurchlassende Apparat des Auges aus zwei Elementen, Cornealinse und Kristallkegel, zusammensetzt, läßt er sich nicht mit der Linse des Vertebratenauges vergleichen. Es läßt sich daher

über die Lichtstärke des einzelnen Ommatidiums lediglich aussagen, daß sie sich mit dem Durchmesser der Cornealinse ändert, und zwar wächst sie, wenn ebenfalls dieser Durchmesser größer wird.

Es zeigt also Carabus auratus L mit einem Cornealinsendurchmesser von 0,025 mm, bei Betrachtung des frontalen Bereiches, die größte Lichtstärke, während Carabus granulatus L mit dem Cornealinsendurchmesser von 0,022 mm und Calathus fuscipes Goeze mit 0,021 mm entsprechend geringere Lichtstärke aufweisen.

Besonderer Wert kommt der Beurteilung der Frage zu, wieviel Facetten das Auge der einzelnen Arten besitzt. Die Zählungen mit Hilfe eines Okularnetzmikrometers ergaben für Carabus auratus L den wahren Mittelwert von M ± m = 2621 ± 13 Facetten, für Carabus granulatus L den Wert M ± m = 2342 ± 17 Facetten und für Calathus fuscipes Goeze den entsprechenden Wert M ± m =1126 ± 13 Facetten. Die Streuung beträgt bei Carabus auratus L $\sigma$ = ± 61. Für Carabus granulatus L gilt der Wert $\sigma$ = ± 84 und für Calathus fuscipes Goeze $\sigma$ = ± 56. Da es darauf ankommt, ob die Mittelwerte von Carabus auratus L und granulatus L wirklich verschieden sind, seien die entsprechenden Werte angegeben. Die Differenz der Mittelwerte der beiden Arten beträgt 279, der Wert $3m_{diff}$ = ± 64.

Da sich die Wirkung der einzelnen Ommatidien zu einer Gesamtwirkung addiert, zeigt sich, daß das Auge von Carabus auratus L eine größere Lichtintensität aufweist, dementsprechend eine größere optische Reaktionsfähigkeit besitzen muß als das Auge von Carabus granulatus L. Dies werden die physiologischen Versuche erweisen.

### f) Elementarsehfeld.

Will man einen Begriff von der Leistungsfähigkeit des einzelnen Ommatidiums erhalten, so muß man sich klarmachen, daß im Appositionsauge, dem vorliegenden Augentyp, jede Facette ein für sich isoliertes Gebilde darstellt. Zunächst reichen die Rhabdome bis nahe an die proximale Begrenzungsfläche des dioptrischen Apparates heran, so daß die aus ihm austretenden Lichtstrahlen sofort von dem dazugehörigen Rezeptionsapparat eingefangen werden. Anderseits ist die Facette bis auf geringe Strecken von Pigment eingehüllt, das keine Lichtstrahlen von den Nachbarfacetten herüber bzw. welche zu ihnen hinüber läßt. Besonders stark ist die Pigmentierung um den Kristallkegel herum und in den distalen Regionen der Rhabdome, weil dort die Gefahr des Lichtübertritts in andere Ommatidien am größten ist. Das Licht dringt ja von allen Seiten her auf das Auge ein und erleidet beim Eintritt in die Cornealinse eine Ablenkung, die nach bekannten Gesetzen abhängig ist von dem Winkel, unter dem das Licht in die Cornealinse eindringt. Je größer der Winkel zwischen einfallendem Strahl und anatomischer Achse ist, desto größer ist seine Abweichung von der anatomischen Achse nach der Ablenkung innerhalb der Cornealinse.

Der Lichtstrahl würde also, je schräger er auf die Oberfläche der Cornea auffällt, in immer höherem Maße von der anatomischen Achse abweichen und bei ungehindertem Wege immer mehr einzelne daneben-

liegende Facetten reizen. Wie aber bereits gesagt, ist besonders der Kristallkegel von Pigment umhüllt, so daß dort die abweichenden Strahlen absorbiert werden.

Wie schon hervorgehoben, befindet sich in der Cornea kein Pigment, so daß dort theoretisch die Lichtstrahlen einen beliebigen Verlauf nehmen könnten. Dem steht aber entgegen, daß jede Cornealinse für sich ein abgeschlossenes Gebilde ist, das von der benachbarten Cornealinse durch eine scharfe Begrenzungswand getrennt ist. Diese Begrenzungsfläche bewirkt es, daß die nach ihrer Brechung auf sie auftreffenden Strahlen total reflektiert werden, d. h. also nicht in den Bereich der Nachbarlinse gelangen, sondern in der Cornealinse verbleiben, durch deren Oberfläche sie ehemals durchgetreten sind. Diese Lichtstrahlen kommen aber wohl nur in den seltensten Fällen zur Rezeption und können im allgemeinen als für die Auswertung verlorengehend bezeichnet werden wie die bereits erwähnten vom Pigment absorbierten Strahlen.

Aus all diesem erhellt, daß nur Strahlen wirksam sein können, die parallel oder nahezu parallel der anatomischen Achse in das Ommatidium einfallen, weil die nur unter ganz geringer Abweichung von der anatomischen Achse in die Cornealinse einfallenden Strahlen nach der Brechung eine so geringe Ablenkung aufweisen, daß sie noch durch die Spitze des Kristallkegels hindurchtreten, also auch rezipiert werden können. Daher können nur solche Gegenstände zur Abbildung gebracht werden, die sich auf der anatomischen Achse befinden, d. h. die im Sehfeld des betreffenden Ommatidiums liegen.

Exner fand bei seinen Untersuchungen an abgekappten Augen, daß nicht nur jedes dem Gegenstand zugeordnete Ommatidium ein Bild aufnimmt, sondern daß in einem bestimmten Umkreis auch in die benachbarten Facetten, in dem Falle also die Cornealinsen, Lichtstrahlen hineingelangen, nur in geringerer Intensität. Es werden also Zerstreuungskreise gebildet. Aus der Bildung dieser Zerstreuungskreise geht nun hervor, daß die Elementarsehfelder der einzelnen Facetten sich nicht wie ein Mosaik aneinanderfügen, wie es die Facetten selbst tun, sondern daß sie sich in gewisser Entfernung übereinander lagern. Die Werte für die einzelnen Elementarsehfelder sind daher den tatsächlichen nicht erfaßbaren Verhältnissen entsprechend etwas zu niedrig.

Wie bereits hervorgehoben, wird das Elementarsehfeld dargestellt durch den Winkel, unter dem die Strahlen verlaufen, die vom Rhabdom aufgenommen werden können, die also der anatomischen Achse zumindest nahezu parallel verlaufen. Dieser Winkel kann auf Schnitten gefunden werden, indem eine Gruppe von mehreren Ommatidien zusammengefaßt, der von ihnen eingeschlossene Winkel dreimal gemessen und durch die Zahl der in ihm enthaltenen Facetten dividiert wird.

Auf diesem Wege ergaben sich bei Erfassung einer Gruppe von je drei Ommatidien bei Carabus auratus L Winkelwerte, die in Abb. 4 als Kurve dargestellt sind. Es zeigt sich, daß die Kurve für die ersten Ommatidien mit einem geringen Werte beginnt, langsam ansteigt und von der 6. Ommatidientriade sich in gleicher Höhe hält, um im Bereich

der 12. Ommatidientriade nochmals um ein geringes anzuwachsen.

Wie aus den Tab. 1—3 hervorgeht, weisen die Facetten in den verschiedenen Bezirken des Auges eine verschiedene Länge auf. Je länger die Facetten sind, desto weniger brauchen nun ihre Achsen zu divergieren, um sich dem kugeligen Bauplan des gesamten Komplexauges einzugliedern, desto geringer sind also die Winkel, die sie umfassen. Umgekehrt müssen dann natürlich die kürzeren Facetten einen um so größeren Winkel einschließen. So ist also der Wert des Elementarsehfeldwinkels gleichzeitig ein Charakteristikum für die relative Länge der Facetten. Aus Tab. 1—3 können die Längenverhältnisse im frontalen und lateralen Bereich ersehen werden. Wie aus Abb. 4 hervorgeht, liegen bei Carabus auratus L die längsten Ommatidien im frontalen Bereich, im lateralen sind sie kürzer und nehmen schließlich im thorakalen Bezirk, jedoch nur in sehr geringem Maße, noch etwas an Länge ab. Wir haben daher bei den frontalen Ommatidien den niedrigsten Divergenzwinkel, in der ersten Ommatidientriade 1,9°, der dann zu den thorakalen Ommatidien hin bis 3° ansteigt, nachdem er in den Triaden 13—15 seinen Höchstwert mit 3,1° erreicht hat. Im Bereich der 13. — 15. Triade mit dem größten Divergenzwinkel liegt also auch das größte Sehfeld. Entsprechend diesen größten Winkeln lassen sich auch bei den beiden folgenden Arten die größten Sehfelder finden.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Carabus granulatus L, Abb. 5. Mit einem Winkelwert von 2,3° in den randständig gelegenen frontalen Ommatidien beginnend, der um 0,4° größer ist als der von Carabus auratus L, steigt die Kurve zum lateralen Bereich hin an. Sie erreicht in der 15. und 16. Ommatidientriade ihren Höhepunkt, dort herrscht also der größte Divergenzwinkel von 3°, und fällt im letzten Teil ab, wo der Winkel nur 2,8° beträgt.

Beim Vergleich dieser beiden Kurven zeigt sich, daß sie nahezu den gleichen Verlauf haben. Jedoch ist diese Uebereinstimmung für die optisch-physiologischen Fähigkeiten beider Arten ohne Bedeutung, da, wie die physiologischen Versuche dartun werden, Carabus granulatus L gegenüber seiner Beute keine optische Reaktion zeigt.

Calathus fuscipes Goeze bietet ein ganz anderes Bild. Zunächst enthält das Auge viel weniger Ommatidien. Während bei Carabus auratus L 19 Triaden vorhanden sind, bei Carabus granulatus L 18, besitzt Calathus fuscipes Goeze nur deren 13. Daraus folgert, daß die Ommatidien einen viel größeren Winkel miteinander bilden müssen, um den ziemlich ausgedehnten Raum des Komplexauges auszufüllen. Abb. 5 zeigt uns dies Verhalten. Mit einem Wert von 2,1°, der zwischen dem von Carabus auratus L und granulatus L liegt, beginnt die Kurve und erreicht sehr bald im Bereich der 7. Ommatidientriade ihren Höhepunkt, wo der Divergenzwinkel 4,9° beträgt. Dann fällt die Kurve langsamer als sie ansteigt bis zum Wert von 3,2° im Bereich der thorakalen Ommatidien.

### g) Sehschärfe.

Die Länge der Facetten übt, wie gezeigt wurde, einen Einfluß auf

die Größe des Divergenzwinkels aus, der seinerseits eine bestimmte Rolle bei der Beurteilung der Sehschärfe spielt. Zu jedem Ommatidium gehört ein Sehfeld ganz bestimmter Größe, in dem der gesehene Gegenstand in der Ausdehnung liegt, wie er von dem zugeordneten Rhabdom aufgenommen werden kann. Jeder größere Gegenstand, der in einer gewissen Entfernung vom Auge sich befindet und einen größeren Facettenkomplex reizt, wird in so viele Teilfelder zerlegt, als Elementarsehfelder auf ihn entfallen. Das bedeutet also eine Zerlegung in so viel Felder als Facetten in dem gereizten Komplex sich befinden. Je mehr Ommatidien von einem Gegenstand gereizt werden, je mehr demnach der Gegenstand in Einzelfelder zerlegt wird, desto schärfer wird er gesehen.

Daraus ergibt sich, daß in den Bezirken des Auges, wo die Ommatidien die größte Länge aufweisen und gleichzeitig damit die geringsten Divergenzwinkel liegen, die größte Sehschärfe vorherrschen muß. Es ist die Sehschärfe also umgekehrt proportional der Größe des Divergenzwinkels, damit der Ausdehnung des Elementarsehfeldes und direkt proportional der Längenausdehnung der Facette.

Ein Vergleich der Kurven in Abb. 4 und 5 erweist bei allen drei Formen im Bereich der frontalen Ommatidien einen geringeren Divergenzwinkel als in den lateralen Partien. Demzufolge findet sich dort auch die größte Sehschärfe, ein Verhalten, das dem bei Cicindela gerade entgegengesetzt ist. Wie weit dieser Bereich größerer Sehschärfe von Bedeutung ist, werden die physiologischen Versuche zeigen. Das kleinste Sehfeld hat Carabus auratus L im frontalen Bezirk. Dieser Art folgt Calathus fuscipes Goeze, doch steigt bei ihm die Kurve sehr schnell an, während bei Carabus auratus L das Gebiet größter Sehschärfe, also das mit geringerem Divergenzwinkel ausgestattete, sich über mehr Ommatidien erstreckt als bei Calathus fuscipes Goeze. Den Verhältnissen von Carabus auratus L gleichen sich die von granulatus L an.

Im Mittelpunkt des Auges liegt das Gebiet geringster Sehschärfe. Während bei Calathus fuscipes Goeze die Sehschärfe zum thorakalen Bereich hin wieder zunimmt, wird sie bei den beiden andern Arten noch etwas geringer. Es offenbart sich also bei Calathus fuscipes Goeze ein im ganzen als symmetrischer anzusprechender Bau des Komplexauges.

### h) Gesamtsehfeld.

Das Gesamtsehfeld ist abhängig von der Zahl der Ommatidien und der Größe der einzelnen Sehfelder. Es setzt sich zusammen aus der Summe der vorhandenen Elementarsehfelder. Dieses Ergebnis entspricht aber nicht den tatsächlichen Verhältnissen. Je weiter peripher nämlich die Ommatidien im Auge liegen, desto schräger stellen sie sich zur Oberfläche der Cornea ein. Während in den lateralen Ommatidien die Senkrechte auf der Corneaoberfläche übereinstimmt mit der anatomischen Achse, ist das bei den frontalen und thorakalen Ommatidien nicht mehr der Fall. In den lateralen Ommatidien werden nur die Strahlen aufgenommen, die zumindest nahezu parallel der

anatomischen Achse, in diesem Falle also auch der Senkrechten auf der Cornea, verlaufen. In den frontalen und thorakalen Ommatidien dagegen werden die Strahlen, die parallel zur Corneasenkrechten einfallen, infolge der erheblichen Abweichung dieser Senkrechten von der anatomischen Achse schon früh in's Pigment bzw. die total reflektierende Begrenzungswand der Cornealinse abgebrochen und der Perzeption entzogen. Ebenfalls werden die Strahlen, die der anatomischen Achse parallel verlaufen, zu weit abgebrochen, um noch perzipiert werden zu können. Es können nur Strahlen wirksam werden, die nach der Seite der aufsteigenden Krümmung hin in einem erheblichen Winkel von der Corneasenkrechten abweichen. Dadurch wird natürlich in den randständigen Ommatidien eine nicht unbedeutende Erweiterung des Sehfeldes verursacht. Sowohl Exner als auch Friederichs geben dazu sehr gute Abbildungen.

Infolge dieser Abweichungen, die bei den einzelnen Arten ganz verschieden sind, ergeben sich Werte für das Gesamtsehfeld, die zum Teil ganz erheblich zunehmen gegenüber der Summe der Elementarsehfelder. Wie aus Abb. 4 und 5 ersichtlich, stimmen die Einzelsehfelder von Carabus auratus L und granulatus L in ihrer Ausdehnung nahezu überein, nur die etwas größere Zahl der Ommatidien bei Carabus auratus L ergibt für diese Art ein geringes Uebergewicht in der Gesamtausdehnung der einzelnen Elementarsehfelder. Dagegen sind die Abweichungen der perzipierten Strahlen von der anatomischen Achse bei den beiden Arten derart verschieden, daß eine starke Verschiebung in der Größe des Gesamtsehfeldes stattfindet.

Für Carabus auratus L beträgt die Aberration des frontalen Ommatidiums, gemeint ist das vorderste, $13^0$, während sie für das thorakale Ommatidium den Wert von $10^0$ hat, Abb. 6. Mit der daraus erwachsenden Gesamtausdehnung des Sehfeldes von $182^0$ für Carabus auratus L steht diese Art erheblich über Carabus granulatus L, Abb. 7, der bei einer frontalen Aberration von $8^0$ und einer thorakalen von $5^0$ ein Gesamtsehfeld von nur $167^0$ besitzt. Bei Calathus fuscipes Goeze muß wegen der niedrigen Ommatidienzahl die Ausdehnung des Gesamtsehfeldes noch geringer sein. Da jedoch die vordere Aberration mit $10^0$ und die hintere mit $8^0$, Abb. 8, noch etwas höhere Werte zeigt als Carabus granulatus L, reicht das Sehfeld in seiner Gesamtausdehnung mit $159^0$ nahezu an das der letztgenannten Art heran.

### i) Gestalt der Augen und ihre Stellung am Kopfe, sowie die Frage nach dem binokularen Sehfeld.

Die Gestalt der Augen besitzt bei den einzelnen Arten eine in gewissen Grenzen gehaltene Abhängigkeit von der Lebensweise. Krumbiegel hat bei seinen Untersuchungen über physiologische Rassen für Carabus nemoralis Müll. festgestellt, daß die einzelnen Rassen dieser Art sich in ihrer Augenform unterscheiden, und zwar die Rassen in Ost- und Nordeuropa, die in ihrer Lebensweise an die Nacht angepaßt sind, von den Rassen in Süd- und Westeuropa mit ihrer Anpassung an's Tagleben. Nach seinen Ergebnissen bildet die Augenform, bei taglebenden Rassen von halbkugelförmiger Gestalt, einen

gleitenden Uebergang zu den nächtlich lebenden Rassen, die, je weiter nach Osten, in zunehmendem Maße konisch geformte Augen haben.

Es sind auch von Krumbiegel einige tag- und nachtlebende Arten der Carabinae miteinander verglichen, welche zeigen, daß die Augenform es zumindest bis zu einem gewissen Grade zuläßt, Rückschlüsse auf die Lebensweise des betreffenden Tieres zu ziehen.

Bei den in vorliegender Arbeit untersuchten Arten der Gattung Carabus Latr. war festzustellen, daß ein in starkem Maße an das Tagleben angepaßtes Tier wie Carabus auratus L Augen besitzt, die halbkugelig vorgewölbt sind, während anderseits Carabus granulatus L teilweise deutlich konisch zugespitzte Augen zeigt. Daß natürlich auch Augenformen vorkommen, die sich der Halbkugel nähern, ist nicht weiter verwunderlich, da ja eine gewisse Variationsbreite jeder Population zugebilligt werden muß. Das gleiche trifft auch für Carabus auratus L zu, wo sich ebenfalls manche Individuen in der Gestalt ihrer Augen von der halbkugeligen Form in gewissem Grade entfernen.

Bei Carabus nemoralis Müll. wurde die konische Zuspitzung des Auges als ganz besonders auffallend gefunden, während Carabus arvensis Hbst. bei weitem nicht die starke Zuspitzung zeigte, vielmehr dessen Augenform einer sanften Rundung entsprach. Es wird späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, festzustellen, wie weit man das Verhalten der Augenumrisse als Charakteristikum für die Lebensweise verallgemeinern kann. Evtl. liegen bei der von Krumbiegel gewählten Art Carabus nemoralis Müll. die Verhältnisse zufällig besonders günstig.

Die in dem Maße aufgefundenen Unterschiede in der Augenform treffen aber nur erst für die Gattung Carabus Latr. zu. Bei den andern Gattungen und auch ihren verschiedenen Arten hat sich ein derartiger Unterschied bisher nicht finden lassen, soweit das Material zur Untersuchung vorlag. Die Gestalt des Auges von Calathus fuscipes Goeze ist aus Abb. 8 zu ersehen. Es ist eine längliche gleichmäßige Wölbung, die weder der Halbkugel noch einer konischen Ausbildung angeglichen ist. Auch bei Agonum sexpunctatum L, einer Art, die tagsüber laufend zu finden ist, zeigt der Augenumriß keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber Calathus fuscipes Goeze. Ebenso verhalten sich Pterostichus niger Schall., Cychrus rostratus L und Pseudophonus pubescens Müll. Stets ist eine längliche gleichmäßige Wölbung des Auges zu finden, natürlich bei den verschiedenen Arten ihrer Körpergröße entsprechend, die keinen Schluß auf die Lebensweise infolge einer ihr angepaßten äußeren Augenform zuläßt.

Mit wenigen Ausnahmen, z. B. die Gattungen Blethisa Bon., Elaphrus Fabr. und Notiophilus Dum., bei denen die Augen weit frontal herumgelagert sind, befinden sich die Augen der Carabinae an den Seiten des Kopfes, wodurch ein ganz bestimmter von obigen Formen abweichender Verlauf der Sehlinien verursacht wird, wie Abb. 9—11 zeigen.

Daß bei Cicindela, Blethisa, Elaphrus und Notiophilus, ebenso bei vielen Lepidopteren, Dipteren und Hymenopteren die Augen frontal eine große Ausdehnung besitzen, bringt es mit sich, daß die Sehlinien

der am weitesten nach vorn verlagerten Ommatidien von einer bestimmten Grenze an einander schneiden. Die Tiere können also binokular sehen. Dieses binokulare Sehvermögen bietet den Vorteil einer genauen Entfernungslokalisation, die ja für räuberische Tagtiere ganz besonders wichtig ist.

Bei den Formen, die mit einem binokularen Sehvermögen ausgestattet sind, handelt es sich um Tiere, die sich vorwiegend optisch orientieren. Die Carabinae sind dagegen Tiere, die das Auge nur teilweise in einem ganz geringen Maße als Orientierungsmittel bei der Nahrungssuche verwenden. Das prägt sich ganz eindeutig bei Ueberprüfung ihrer optischen Fähigkeiten aus. Die Stellung der Augen am Kopfe bei den Carabinae zeigt auch, daß dieses Organ wenig speziell bei der Nahrungssuche gebraucht wird, da die Sehlinien der vordersten Facetten in keinem der abgebildeten Fälle, Abb. 9—11, einander schneiden. Abb. 9 zeigt einen Horizontalschnitt durch den Kopf von Carabus auratus L. Wie bereits beschrieben, beträgt die Aberration des vordersten Ommatidiums bei dieser Art 13°. Dadurch tritt eine Verlagerung der wirksamen Sehlinie ein zu dem Bereich hin, der sich vor der Stirn des Käfers ausdehnt. Doch zeigt die Abbildung, daß diese Aberration zu gering ist, um einen für das Käferauge auswertbaren Schnittpunkt entstehen zu lassen. Die Sehlinien konvergieren ganz schwach und schneiden sich so weit entfernt vom Auge, daß sie praktisch als parallellaufend und sich nicht schneidend aufgefaßt werden können. Die Entfernung des Schnittpunktes ist viel zu groß, um dem Käfer die Möglichkeit zu geben, ein dadurch gegebenes binokulares Sehvermögen der vordersten Ommatidien auszunutzen, er liegt außerhalb des Sehbereiches.

Abb. 10 zeigt den Verlauf der Sehlinien von Carabus granulatus L. Sie divergieren sehr stark, ein Schnittpunkt, selbst sehr weit außerhalb des Sehbereiches des Käfers, ist nicht vorhanden. Genau dasselbe Verhalten liegt vor bei Calathus fuscipes Goeze, bei dem die Sehlinien in nahezu dem gleichen Maße divergieren wie bei Carabus granulatus L. Abb. 11 zeigt den Horizontalschnitt von Calathus fuscipes Goeze.

Es besteht also danach bei den Carabinae, deren Augenstellung der der hier untersuchten Augen entspricht, kein binokularer Sehraum.

### 3. Die Unterschiede der untersuchten drei Arten.

#### a) Allgemeines.

Die bisherigen Ergebnisse haben gezeigt, daß erwartungsgemäß in Abhängigkeit von der Größe der einzelnen Untersuchungstiere Unterschiede vorhanden sind, vor allem auch in bezug auf die Lichtstärke und die Ausdehnung der Elementarsehfelder, dementsprechend auch die Sehschärfe. Im folgenden sollen Tatsachen dargelegt werden, die ein Unterscheidungsmerkmal dafür bieten, ob man es im betreffenden Falle mit einem Laufkäfer zu tun hat, der tagsüber bzw. in der Dämmerung oder Nacht sein Lebensoptimum findet. Diese Verschiedenheiten beziehen sich auf den verschiedenen Grad der Pigmentierung und in der Hauptsache auf die Längenverhältnisse zwischen Cornea und Kristallkegel.

## b) Pigmentierung.

Appositions- und Superpositionsaugen unterscheiden sich in der Pigmentverteilung folgendermaßen: Im letztgenannten Typ ist das Irispigment, das Pigment der distalen Partien des Auges, zwischen den Kristallkegeln abgelagert. Es läßt die Spitze der Kegel frei, ebenso den Raum zwischen Kegelspitze und Retinula. Es können daher die Lichtstrahlen ungehindert diesen Raum durchdringen und das Superpositionsbild zustande bringen. So ist die Anordnung bei Dunkelstellung des Pigments. Bei Lichtstellung schiebt sich das Pigment aus diesen Kegelzwischenräumen so weit heraus, daß es zwar die Kegelspitze und ihre nächste Umgebung freiläßt, aber den vorher für die Lichtstrahlen frei durchlaufbaren Raum zwischen den einzelnen Facetten abriegelt. Dadurch wird das Superpositionsauge funktionell zu einem Appositionsauge.

Im Appositionsauge hat das Pigment die Bedeutung, jede Facette für sich zu isolieren. Es muß also viel größere Ausdehnung besitzen als beim Superpositionsauge. Diese größere Ausdehnung kommt sehr deutlich bei Taginsekten zum Ausdruck, indem nämlich das Irispigment sich proximal etwa bis zur halben Höhe der Sehzellen erstreckt. Dort wird es vom Retinapigment abgelöst, das sich noch weiter proximalwärts bis zur Basalmembran ausdehnt. Das Irispigment wandert im Appositionsauge in kaum nennenswertem Umfange.

Retinapigment ist in beiden Augentypen vorhanden. Es ist jedoch im allgemeinen beim Superpositionsauge stärker ausgebildet, da es, als Tapetum wirkend, nach Demoll den Lichtstrahl zwingt, abermals das Rhabdom zu durchsetzen. Dadurch kann das Licht besser ausgenutzt werden.

Eingangs wurde schon erwähnt, daß die Augen aller untersuchten Carabinae zum Appositionstyp gehören. Es läßt sich jedoch beim Vergleich der Pigmentierungsverhältnisse feststellen, daß bei den einzelnen Arten entsprechend ihrer unterschiedlichen Lebensweise eine recht verschiedene Pigmentanhäufung vorhanden ist.

Abb. 12 zeigt einige Facetten von Carabus auratus L mit dem darin enthaltenen Pigment. Das Irispigment besitzt eine sehr starke Ausdehnung. Es hüllt die Spitzen der Kristallkegel vollkommen ein und umgreift den gesamten Kristallkegel bis nahe zur distalen Begrenzungsfläche. Da Carabus auratus L als ein sehr stark an das Tagleben angepaßtes Tier dem hellen Sonnenlichte ausgesetzt ist, muß jede einzelne Facette optisch scharf isoliert sein, um jeden Lichtstrahl dem der betreffenden Cornealinse zugehörigen Rhabdom allein nutzbar zu machen. Infolge der hohen Lichtintensität, nicht Lichtstärke, genügt auch die Auswertung durch nur eine Facette. Deshalb erstreckt sich das Irispigment weit proximalwärts noch über die Mitte der Sehzellen hinaus. In der distalen Hälfte seines ganzen Ausdehnungsbereiches ist das Irispigment besonders dicht. Das Retinapigment ragt von der Basalmembran her in kurzen keulen- bis stabförmigen Gebilden distalwärts zur Mitte der Sehzellen hin, erreicht diese jedoch nicht.

In Abb. 13 kommt zum Ausdruck, daß das Irispigment bei Cara-

bus granulatus L bei weitem nicht die Ausdehnung besitzt wie bei Carabus auratus L. Es umhüllt zwar auch die Kristallkegel fast bis zur distalen Begrenzungsfläche, erstreckt sich aber nur in einem Bereich, der etwa der doppelten Länge der Kristallkegel entspricht. Es greift dann wie bei den beiden andern Arten in kurzen Aussackungen noch zwischen die Retinulae hinein. Die Lebensweise dieser Art in der Dämmerung benötigt nicht so eine starke Isolierung der einzelnen Ommatidien. Das Retinapigment besitzt fast die gleiche Ausdehnung wie bei Carabus auratus L.

Calathus fuscipes Goeze, Abb. 14, zeigt eine Pigmentierung, die, soweit es das Irispigment betrifft, etwa der bei Carabus granulatus L entspricht und ebenso wie dort bei weitem nicht bis zur Mitte der Sehzellen reicht. Das Retinapigment dagegen weist gegenüber den beiden vorherigen Arten eine starke Vermehrung auf. Es bildet an der Basalmembran einen Gürtel etwa in der Breite des Irispigmentes, der bald bis an die Mitte der Sehzelle heranreicht. Diese Anhäufung des Pigmentes dient wohl dem Zweck, das eingefallene Licht nochmals zum Durchlaufen des Rhabdoms zu veranlassen.

Carabus granulatus L nimmt dementsprechend eine Mittelstellung ein zwischen Carabus auratus L und Calathus fuscipes Goeze. Die Ausdehnung des Irispigmentes entspricht der letztgenannten Art, die des Retinapigmentes dagegen der ersten Art. Beachtet man die geringe Ausdehnung des Irispigmentes und die starke Vermehrung des Retinapigmentes bei Calathus fuscipes Goeze, so zeigt sich diese Art als der am stärksten an das Leben im Dunkeln und die geringe Menge des vorhandenen Lichtes angepaßte Typ.

Für die westlichen Rassen von Carabus nemoralis Müll. hat Krumbiegel eine stärkere Ausbildung des Irispigmentes festgestellt als bei den östlichen Rassen und dabei auf ein wesentliches Charakteristikum hingewiesen. Diese größere Pigmentanhäufung ist in der Tat eine Parallelerscheinung zur mehr dem hellen Lichte angepaßten Lebensweise, wie es auch hier beim Vergleich der verschiedenen Arten deutlich erkennbar ist.

### c) Lage der Sehzellenkerne.

Beim Vergleich der drei Arten fällt es auf, daß die Lage der Sehzellenkerne in ganz eigentümlicher Weise verschieden ist. Es ist zunächst eine Verlagerung in eine Ebene vorherrschend und damit verbunden eine starke Anhäufung der Sehzellenkerne auf einem relativ kleinen Raume, wobei dann die Kerne aus dem verfügbaren Raum herausgedrängt werden und das distale Ende der Retinulae kolbig erweitern. Durch diese Orientierung in eine Ebene hin werden die Sehzellenkerne distalwärts verlagert, so daß ein ganz charakteristisches Bild entsteht.

Bei Carabus auratus L, Abb. 15 a, sind die Sehzellenkerne locker angeordnet in verschiedenen Ebenen, so daß im Höchstfalle drei Kerne beim Schnitt in der gleichen Ebene getroffen werden können. Bei Cicindela sind die Kerne noch weiter proximalwärts zur Basalmembran hin gelegen. Sie befinden sich nicht im Bereich der kuppelförmigen

Zuspitzung der Retinula, dagegen wird bei Carabus auratus L bereits der am weitesten distal verlagerte Kern zur Mitte hin abgedrängt.

Carabus granulatus L, Abb. 15 b, besitzt eine noch weiter fortgeschrittene Verlagerung der Sehzellenkerne, die bereits zu einer regellosen Anhäufung geführt hat, in der die Kerne auf geringem Raum sehr stark zusammengedrängt sind. Im Querschnitt durch das distale Ende der Retinula kann man daher im günstigsten Falle vier Sehzellenkerne in der gleichen Schnittebene vorfinden.

In stärkster Form ist nun diese Zusammenballung der Sehzellenkerne bzw. ihre distalwärts gerichtete Verlagerung bei Calathus fuscipes Goeze zu beobachten, Abb. 15 c. Hier sind stets sechs Kerne in eine gemeinsame Ebene gerückt und führen dann zur Erweiterung der Retinula, da sich der Kern mit seiner Achse etwas schräg zur Längsachse der Sehzelle orientiert und daher größeren Platz beansprucht. Der siebente Kern schließt sich proximal an diese Kernebene an.

Die Frage nach dem Kern der achten Sehzelle läßt sich dahingehend beantworten, daß er weit in die Tiefe abgesunken ist und in dem der Basalmembran anliegenden Drittel der Retinula zu finden ist, wo er den Kern der achten Sehzelle, des sogenannten Basalorgans, darstellt.

Rückblickend zeigt sich nun, daß die Sehzellenkerne, scheinbar in Zusammenhang mit der Lebensweise bei zunehmender Dunkelorientierung des Tieres sehr zusammengedrängt und in eine gemeinsame Ebene verlagert werden. Auch hier wieder nimmt Carabus granulatus L eine Mittelstellung ein. Diese Befunde sollen nun aber nicht als absolut sicheres Charakteristikum für die Trennung tag- und nachtlebender Formen gelten. Es lassen sich nicht überall derartige Verhältnisse in so überzeugender Art auffinden. Obwohl bei anderen Arten, die auf das Tagleben eingestellt sind, die Kerne der Sehzellen zwar nicht die discoidale Anordnung wie Calathus fuscipes Goeze haben, entsprechen sie anderseits aber auch noch nicht genau dem auratus-Typ. Es sind Schwankungen vorhanden, die es nicht mit absoluter Sicherheit gestatten, auf eine bestimmte Lebensweise zu schließen. Jedoch sollten der Vollständigkeit halber die Unterschiede der hier untersuchten Arten klargestellt werden.

### d) Das Verhältnis zwischen der Länge des Kristallkegels und der Cornea.

Es ist bereits erwähnt, in welcher Hinsicht Appositions- und Superpositionsaugen voneinander abweichen. Es sei hier nochmals besonders auf die Verschiedenheiten des dioptrischen Apparates hingewiesen. Im Appositionsauge ist seine Länge etwa gleich der einfachen Brennweite, im Superpositionsauge entspricht sie in gewissen Grenzen ungefähr der doppelten Brennweite. Vergleicht man weiterhin den Bau des dioptrischen Apparates bei diesen Augentypen, so erweist sich im Superpositionsauge der Kristallkegel sehr viel länger als im Appositionsauge. Ebenso ist die Cornealinse gewöhnlich kürzer als beim vorgenannten Typ. Kurz, es ergibt sich beim Vergleich eine Verschie-

bung, an der beide Teile des dioptrischen Apparates beteiligt sind.

Derartige Unterschiede haben sich nun bei den vorliegend untersuchten Arten auffinden lassen. Bei den Messungen war ein ganz bestimmtes Verhältnis zwischen Cornealinsen- und Kristallkegellänge zu beobachten. Diese beiden Elemente weisen bei den einzelnen Arten nicht nur zu erwartende absolute Unterschiede auf, sondern auch solche relativer Art.

Ein Vergleich der Abb. 6 und 7 beweist deutlich, daß bei Carabus auratus L (der Tagform) und Carabus granulatus L (der Dämmerungsform) die Längen der Cornealinsen zunächst absolut verschieden sind. Das ist um so auffälliger, als gerade diese beiden Formen nahezu gleichgroße Augen haben. Aus Tab. 5 ist aber weiterhin zu ersehen, daß die Länge der Cornealinse auf die Länge der Gesamtfacette bezogen, in Prozenten ausgedrückt, bei Carabus auratus L rund 35% beträgt, dagegen bei granulatus L nur noch rund 25%. Es ist eine deutliche Verkürzung gegenüber der Länge der Gesamtfacette eingetreten, die bei Calathus fuscipes Goeze mit etwa 22% noch etwas zunimmt. Die genauen Werte sind aus der Tabelle zu entnehmen, sowohl für den frontalen als den lateralen Bezirk.

Es muß vor allen Dingen festgehalten werden: Die Länge der Cornealinse nimmt im Vergleich zur Länge der Facette ab, je mehr die Art in ihren Lebensäußerungen an die Dunkelheit angepaßt ist.

Die Werte von Carabus granulatus L und Calathus fuscipes Goeze weichen nicht so sehr voneinander ab, soweit sie sich auf die eben dargelegten Zusammenhänge beziehen. Man kann daher wohl die im Vergleich zur Gesamtfacette sehr lange Cornealinse, wie sie bei Carabus auratus L auftritt, als besonderes Kennzeichen des dem hellen Sonnenlichte ausgesetzten Auges der Carabinae bewerten.

Noch auffälliger sind die Unterschiede, die im dioptrischen Apparat selbst bestehen, ohne Beziehung zur Facette. Zunächst ein Merkmal, auf das schon hingewiesen wurde. Die Länge des Kristallkegels hat im frontalen wie im lateralen Bereich bei Tagformen den gleichen Wert. Tab. 1 beweist das deutlich für Carabus auratus L. Vergleichsweise ist Poecilus cupreus L gemessen. Dieses Tier liebt wie vorige Art den hellen Sonnenschein. Auch hier sind die Werte für die Länge der Kristallkegel in beiden Bezirken gleich. Anders ist es bei den andern Arten. Wie aus Tab. 2 und 3 hervorgeht, ist stets der Kristallkegel im frontalen Bereich länger als im lateralen.

Dann interessieren uns an dieser Stelle vor allem die Längenverhältnisse der Kristallkegel im Vergleich zur Länge der Cornealinse. Diese Werte weichen bei den verschiedenen Arten in erheblichem Grade voneinander ab und bieten ein gutes Merkmal zur Entscheidung, ob das betreffende Tier tagsüber, bzw. mehr in der Dämmerung oder Nacht seinem Lebensunterhalt nachgeht.

Zunächst sei Carabus auratus L beachtet. Gemäß Tab. 6 beträgt das prozentuale Verhältnis zwischen der Kristallkegellänge und der Länge der Cornealinse Lk : Lc = 30,5%. Dieser Wert gilt für den frontalen Bezirk. Er muß im lateralen Bereich sich ändern, und zwar größer werden, da bei gleichbleibender Länge des Kristallkegels die

Cornealinse kürzer wird. Es resultiert dort ein Wert von Lk : Lc = 39,8%. Er zeigt eine Abweichung, die sich in normalen Grenzen hält. Das bedeutet also, daß bei der Tagform der Kristallkegel nur etwa den dritten Teil der Länge der Cornealinse erreicht. Das Bild des dioptrischen Apparates wird also durchaus von der Cornealinse beherrscht.

Als entgegengesetztes Extrem sei dieser Tagform die Nachtform Calathus fuscipes Goeze gegenübergestellt, Tab. 5. Bei dieser Art beträgt der Wert Lk : Lc = 77,4% im frontalen Bereich, im lateralen dagegen Lk : Lc = 90,9%. Diese Änderung des Wertes hängt damit zusammen, daß zum Scheitelpunkt des Auges hin sich der Kristallkegel nicht in dem Maße verkürzt wie die Cornealinse. Der Kristallkegel ist also hier ungeheuer lang geworden und hat fast die Länge der Cornealinse erreicht.

Diese Verschiebung des gegenseitigen Längenverhältnisses erfolgt nun nicht allein auf Kosten des sich verlängernden Kristallkegels, sondern auch die Cornealinse ist ihrerseits kürzer geworden. Letzteres kann sehr gut erkannt werden beim Vergleich der in Tab. 5 niedergelegten Werte von Lk : Lc und Lc : Lf. Durch die gleichzeitige Verkürzung der Cornealinse entsteht dann das Uebergewicht des Kristallkegels.

Carabus granulatus L nimmt ebenfalls hier wieder ungefähr die Mittelstellung ein. Sein Kristallkegel ist noch nicht derart verlängert, ebenso die Cornealinse noch nicht so weit verkürzt wie bei Calathus fuscipes Goeze. Der Wert für Lk : Lc beträgt in dem frontalen Bezirk 62,3%, ein Wert, der in beiden Fällen eher dem Calathus fuscipes Goeze angeglichen ist als dem Carabus auratus L. Die Lebensweise von granulatus L paßt sich ja auch weitgehend der von Calathus fuscipes Goeze an. Im lateralen Bereich beträgt der Wert für Lk : Lc = 72,4%.

Um die Beweiskraft dieser Ergebnisse noch zu erhöhen, ist Poecilus cupreus L gemessen worden. Bei dieser Art liegen ähnliche Verhältnisse vor wie bei Carabus auratus L, Tab. 5. Auffallend ist dieses Verhalten beim absoluten Größenvergleich der beiden Imagines. Es kann sich also tatsächlich nur um eine Bildung im Zusammenhang mit der Lebensweise als Tagtier handeln.

Es steht demnach fest, daß die Verhältniswerte der Längen von Kristallkegel und Cornealinse sich ändern bei unterschiedlicher Lebensweise. Je mehr das Tier im hellen Sonnenschein lebt, desto länger ist zunächst die Cornealinse im Vergleich zur ganzen Facette. Anderseits ist die Länge des Kristallkegels sehr gering gegenüber der Länge der Cornealinse. Mit zunehmender Anpassung an das Leben im Dunkel erreicht der Kristallkegel an Länge fast die Cornealinse und übertrifft sie sogar noch in extremeren Fällen, z. B. bei Cychrus rostratus L.

Auf Grund dieses Längenverhältnisses läßt sich nach genauer Messung ein Urteil fällen, ob eine Art mehr an das Tagleben oder an das Leben in der Dunkelheit angepaßt ist. Natürlich kann man zwischen den einzelnen Gruppen keine genau erfaßte Grenze aufstellen, vielmehr werden gleitende Uebergänge vorhanden sein, wie es wohl auch im freien Leben in der Natur in solchen Fällen stets Uebergänge geben

wird.

Es wäre in diesem Zusammenhange interessant, die physiologischen Rassen Krumbiegels nach dieser Methode zu untersuchen.

### 4. Der Anschluß an das Superpositionsauge.

Obwohl das Auge der Carabinae anatomisch ein Appositionsauge ist, lassen doch verschiedene Eigenschaften ein Abweichen von diesem Typ in funktioneller Hinsicht nicht verkennen. Als Appositionstyp ist das Auge gekennzeichnet durch die Länge des Rhabdoms, das über die Sehzellenkerne distalwärts hinausreicht und an die Kristallkegelscheide Anschluß findet. Weiterhin ist die Ungleichmäßigkeit im Bau ein Kriterium des Appositionsauges, während dagegen im Superpositionsauge eine gleichmäßige Anordnung der einzelnen Facetten vorherrscht. Diese differieren wenig untereinander, so daß sich die Einzelbildchen von den verschiedenen Linsen her zu einem einheitlichen Bilde zusammenordnen können. Dieser Typ ist also bei den Carabinae noch nicht erreicht, wie aus den Abb. 4 und 5 beim Vergleich der Sehwinkel der einzelnen Facetten ersehen werden kann.

In der Pigmentierung zeigt sich aber schon deutlich bei der Nachtform eine Verminderung des Irispigmentes und eine Vermehrung des Retinapigmentes. In erster Linie ist dadurch die einzelne Facette weniger isoliert, zum andern ist die Möglichkeit gegeben, daß durch die Wirkung des Retinapigmentes der eingefallene Strahl doppelt ausgenutzt werden kann. Auch hier ist das Charakteristische des Superpositionsauges noch nicht voll entwickelt, dagegen ein Uebergang zu diesem Augentyp zu erkennen.

Ebenso zeigen die Differenzen der Längenverhältnisse zwischen Cornealinse und Kristallkegel wie mit zunehmend nächtlicher Lebensweise das Verhältnis dieser beiden Elemente sich immer mehr dem Ausbildungstyp des Superpositionsauges nähert. Auch im Superpositionsauge ist die Cornealinse kurz, der Kristallkegel sehr verlängert.

Es liegt also bei den Carabinae, ausgehend vom gemeinsamen Grundtyp des Appositionsauges, ein allmählicher Uebergang vor, der den funktionellen Anschluß an das Superpositionsauge vermittelt. Diese Entwicklung kann weiter vorschreiten, wie es bei den Dytisciden schon geschehen ist, den Formen, die aus den Carabiden hervorgegangen sind. Dort ist der Kristallkegel gegenüber der Cornealinse erheblich verlängert. Anderseits reicht das Rhabdom nicht mehr an ersteren heran, sondern endet noch vor der Mitte der Retinula.

Carabus granulatus L ist ein sehr interessantes Objekt, da bei ihm sowohl Charaktere des Tagauges als auch solche des Nachtauges miteinander vermischt sind. Dies äußert sich besonders in der Pigmentierung, Ausbildung der Längenverhältnisse zwischen Kristallkegel und Cornealinse und der Länge der Cornealinse bezogen auf die Gesamtfacette.

Zusammenfassend seien noch einmal die Verhältnisse hervorgehoben, in denen sich die untersuchten Arten unterscheiden.

Das Irispigment besitzt bei Carabus auratus L eine sehr große Ausdehnung, indem es sich weit proximalwärts bis über die Mitte der

Sehzellen hinaus erstreckt und dabei die Spitzen der Kristallkegel völlig einschließt. Bei Carabus granulatus L ist das Irispigment bei weitem nicht so ausgedehnt, sondern bildet nur ein Band von etwa der doppelten Länge der Kristallkegel. Calathus fuscipes Goeze zeigt etwa die gleichen Verhältnisse.

Das Retinapigment reicht bei Calathus fuscipes Goeze distalwärts bis nahe an die Mitte der Sehzelle, ebenso bei Carabus granulatus L, während es bei Carabus auratus L wesentlich geringer ausgebildet ist und die Sehzellenmitte nicht erreicht.

Die Sehzellenkerne, bei Carabus auratus L in lockerer Anordnung längs des Rhabdoms gelagert, werden bei Carabus granulatus L bereits sehr stark in eine Ebene hin zusammengedrängt. Bei Calathus fuscipes Goeze ist diese Verlagerung am stärksten, es befinden sich sechs Kerne in einer gemeinsamen Ebene.

Das Verhältnis zwischen der Länge des Kristallkegels und der Cornea ist bei den drei Arten sehr verschieden. Während bei Carabus auratus L der Kristallkegel nur etwa 30% der Länge der Cornealinse erreicht, beträgt seine Länge gegenüber der Cornealinse bei Carabus granulatus L bereits 62%. Calathus fuscipes Goeze zeigt einen entsprechenden Wert von 77%. Diese Werte beziehen sich auf den frontalen Bezirk, diejenigen des lateralen Bereichs sind in Tab. 5 niedergelegt.

Die Lichtstärke ist bei Carabus auratus L am größten, da die Cornealinse den größten Durchmesser, im frontalen Bereich 0,025 mm und im lateralen 0,028 mm, besitzt. Außerdem hat das Auge von Carabus auratus L die größte Zahl der Facetten, nämlich im Mittel 2621, wodurch eine erhebliche Verstärkung der Lichtstärke durch Summation der einzelnen Facetten erreicht wird. Die entsprechenden Werte sind für Carabus granulatus L bei 2342 Facetten im frontalen Bereich 0,022 mm und lateral 0,025 mm. Calathus fuscipes Goeze besitzt im Mittel 1126 Facetten, und es hat die Cornea einen Durchmesser im frontalen Bezirk von 0,021 mm im lateralen von 0,024 mm. Die Lichtstärke ist also bei den beiden letztgenannten Arten geringer als bei Carabus auratus L.

Die Elementarsehfelder geringster Ausdehnung liegen bei allen drei Arten im frontalen Bezirk, es herrscht also dort theoretisch die größte Sehschärfe, die jedoch für die physiologische Leistungsfähigkeit der Augen bedeutungslos ist wegen ihrer geringen Reaktionsfähigkeit.

Die randständigen Ommatidien sind schief zur Corneasenkrechten gestellt. Daraus ergibt sich eine Erweiterung des Gesamtsehfeldes. Dieses beträgt in horizontaler Ausdehnung bei Carabus auratus L 182°, bei Carabus granulatus L 167° und bei Calathus fuscipes Goeze 159°. Diese Abweichung reicht jedoch nicht aus, um ein binokulares Sehfeld entstehen zu lassen, selbst nicht bei der Tagform Carabus auratus L.

Der vordere Krümmungsradius ist zwar bei den einzelnen Arten verschieden, es waren jedoch für jede Art keine Unterschiede dieses Radius' im frontalen und lateralen Bereich festzustellen.

# D) PHYSIOLOGISCHER TEIL.

## 1. Die Beziehungen der anatomischen Ergebnisse zu den physiologischen Versuchen.

Nachdem im vorhergegangenen Abschnitt die anatomischen Verhältnisse der Augen bei den vorliegenden Arten untersucht worden sind, soll es Aufgabe des folgenden Teiles sein, die Beziehungen zwischen den anatomischen Ergebnissen und der Lebensweise der Tiere zu klären. Es ist in der Hauptsache Wert darauf gelegt worden, zu ergründen, in welcher Weise die Käfer beim Auffinden der Nahrung von der optischen Reaktionsfähigkeit Gebrauch machen.

Handelte es sich um Tiere, die sämtlich im hellen Sonnenlichte ihrer Nahrung nachgingen, so wäre bei allen eine Reaktionsfähigkeit der Augen zu erwarten. Da es sich aber nach bekannten Erfahrungstatsachen bei den Laufkäfern um Tiere handelt, die nur zu einem geringen Teile im Sonnenlichte ihrer Nahrung nachgehen, die größere Zahl aller Arten dagegen Dämmerungs- und Nachttiere sind, dürfen Verschiedenheiten in der optischen Reaktionsfähigkeit vorauszusetzen sein. Diese Unterschiede werden die physiologischen Versuche erweisen.

Die Unterschiede in der Längenausdehnung der Cornealinse und des Kristallkegels und die Größenverhältnisse dieser beiden Facettenbestandteile zueinander bei den einzelnen Arten, sowie die Bedeutung dieser Verhältnisse ist erörtert worden. Aus diesen Feststellungen, bei denen ein Uebergang zur Ausbildung eines Superpositionsauges gefunden wurde, besonders ausgeprägt bei Calathus fuscipes Goeze, kann man nicht eine optische Reaktionsfähigkeit bei diesen Formen erschließen, da ja das Superpositionsauge noch nicht voll entwickelt ist, sondern der Grundtyp des Auges das Appositionsauge ist, welcher Bautyp gerade für das Sehen im hellen Lichte von Bedeutung ist.

Durch die anatomische Untersuchung ist festgestellt, daß selbst bei der tagsüber laufenden Form Carabus auratus L ein binokulares Sehfeld nicht vorhanden ist, weshalb sich dann Versuche mit verschieden abgeblendeten frontalen Bezirken erübrigen.

Die Unterschiede in der Ausdehnung der Elementarsehfelder und der damit verbundenen Sehschärfe berechtigen zwar dazu, Reaktionsdifferenzierungen anzunehmen, jedoch ist auf die Bedeutung dieser Verhältnisse am Schlusse des vorangegangenen Kapitels bereits hingewiesen worden.

## 2. Beobachtung der lebenden Tiere.

Um das Verhalten der behandelten Tiere in physiologischen Versuchsreihen entsprechend verwerten zu können, muß man zunächst auf Grund von Beobachtungen des unter normalen Lebensbedingungen stehenden Käfers eine Vergleichsnorm finden.

Wie aus den Untersuchungen verschiedenster Autoren, besonders v. Lengerkens (14), bekannt ist, handelt es sich bei Carabus auratus L um ein Tagtier, das besonders im hellen Sonnenschein seiner Nahrung nachgeht. Zum Fange des Tieres eignen sich vor allem klare Sonnentage. Der Lebensraum des Käfers sind Wiesen, Gärten und besonders Kornfelder. Früh am Morgen sind die Käfer meist noch träge und erst wenn im Laufe des Vormittags die Sonne höher gestiegen ist, so gegen 10 Uhr, kommen sie aus den Kornfeldern heraus und laufen die Raine entlang, z. T. auch über die Brachen, jedenfalls immer in der Sonne. Etwa um 11 Uhr ist die Höchstzahl der laufenden Individuen erreicht.

Mit zunehmender Sonnenhöhe und der damit verbundenen intensiveren Einwirkung der Strahlen verschwinden die Käfer wieder an geschützten Stellen. Das hängt mit ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis zusammen. Erst wenn die Sonne ihren Kulminationspunkt bereits überschritten hat, erscheinen die Tiere wieder, werden aber zum Nachmittag hin wieder seltener, so daß etwa nach 4 Uhr nachmittags nur noch wenige Käfer laufend gefunden werden können. Man ersieht daraus, daß Carabus auratus L ein Sonnentier ist, das lediglich der starken Hitze und Austrocknung wegen sich in der Mittagszeit zurückzieht.

Da die Carabinae gemeinhin alle recht schlechte Augentiere sind, wird auch von Carabus auratus L in dieser Hinsicht nicht allzu viel zu erwarten sein. Wie die Beobachter übereinstimmend erklären, läuft auratus L geradewegs durch das Gelände bis er auf ein Hindernis oder auf die Beute trifft.

Nun darf man ihm eine optische Reaktionsfähigkeit daraufhin nicht allzu sehr absprechen. Beim Fange hat sich gezeigt, daß der in gerader Richtung laufende Käfer beim Herannahen eines Menschen plötzlich stutzt, den Vorderkörper mit gestreckteren Vorderbeinen etwas aufrichtet und dann entweder in gleicher oder abweichender Richtung in schnellerem Laufe davonstürzt. Diese Reaktion setzt bereits in einer Entfernung von 1 m ein. Natürlich ist in dem Falle die Größe des Verfolgers und die damit verbundene Verdunkelung eines größeren Facettenkomplexes der auslösende Faktor. Anderseits kann der Käfer jedoch auch auf kleinere bewegte Gegenstände reagieren. So geschah es während der Versuche wiederholt, daß die Tiere auf die Bewegung der Hand sogar bis zu einer Entfernung von 18 cm durch Flucht antworteten.

Noch eindringlicher veranschaulicht folgende Beobachtung das wenn auch nicht überragende, so doch immerhin brauchbare Reaktionsvermögen des Auges. Bewegt sich in der Nähe des Käfers ein Grashalm oder deren mehrere, so stürzt sich das Tier sofort auf die Halme zu, indem es plötzlich seine Laufrichtung abändert, um die vermeintliche Beute zu erlangen. Ist ein anderer Käfer in der Nähe, der nun in einer andern Richtung Halme bewegt, so ändert der erste Käfer mit großer Behendigkeit mehrmals seine Laufrichtung, je nachdem von welcher Seite her ihn die bewegten Halme besonders reizen. Diese ruckhaften und auf das Ziel gerichteten Bewegungen schließen

in diesen Fällen außer der optischen jede andere Reaktion aus.

Damit ist das Auffinden der Nahrung bei Carabus auratus L auch mittels des optischen Reizes durchaus wahrscheinlich, worüber die Versuchsergebnisse Rechenschaft geben sollen.

Die beiden andern Arten dagegen zeigen gänzlich abweichende Lebensäußerungen. Zunächst sei auf Carabus granulatus L hingewiesen. Sein Lebensraum ist dem der vorigen Art gerade entgegengesetzt. Der Käfer lebt vor allem im Walde und dort mit Vorliebe am Rande von Seen, an sumpfigen Stellen, Erlenbrüchern. Tagsüber führt diese Art nun eine ganz versteckte Lebensweise. Erst in der Dämmerung kommen die Käfer zur Nahrungssuche hervor. Sie sind sehr schlechte Augentiere. Auf die Bewegung der Hand, selbst in nächster Entfernung, sprechen sie nicht an. Ihrem Lebensraum entsprechend waren die Käfer in einem schwach erleuchteten Kellerraum untergebracht. Sie waren in größter Geschäftigkeit erst um 4 Uhr nachmittags herum unterwegs, verhielten sich aber gegen 6—7 Uhr abends schon wieder ruhiger. Wurden sie irgendwie durch einen plötzlich einfallenden Lichtstrahl gestört, so liefen sie sofort davon und suchten Schutz unter Rinde oder Moos. Wurde dagegen abends der Behälterdeckel gelüftet, so liefen sie zwar umher, suchten sich aber nicht zu verkriechen.

Ähnlich ist das Verhalten von Calathus fuscipes Goeze, der nachmittags noch nicht aus seinen Verstecken vorkommt, sondern erst die Dunkelheit abwartet. Tagsüber hält er sich an Feldrändern unter Steinen verborgen und sucht beim Wegwälzen der Steine sofort wieder in die Dunkelheit zu gelangen.

Dieses gleichsinnige Verhalten der beiden letzten Arten gegenüber sie überraschenden Lichtes zeigt deutlich ihre negativ phototaktische Reaktion. Die in der Gefangenschaft gehaltenen Tiere von Carabus auratus L strebten dagegen stets der dem Lichte zugewandten hellen Seite des Behälters zu, so daß sich ihre Reaktion als positiv phototaktisch erwiesen hat.

Als Nahrung nehmen Carabus auratus L und granulatus L ohne weiteres Regenwürmer und Mehlwürmer an, die sie auch leicht überwältigen. Calathus fuscipes Goeze versucht ebenfalls oft, seine Mandibeln in größere Regenwürmer einzuschlagen, wird jedoch besser mit zerhackten Regenwürmern ernährt. Die beiden letzten Arten nehmen bei hellem Lichte nur dann Nahrung an, wenn sie sehr stark ausgehungert sind.

### 3. Versuchsergebnisse. (Vorbemerkungen).

Wie aus den biologischen Bemerkungen über Carabus auratus L hervorgeht, konnten die Versuche mit dieser Art wegen der Photophilie der Käfer nur in der Sonne durchgeführt werden, da nur dann volle Reaktionsfähigkeit zu erwarten ist. Da vergleichsweise auch Versuche durchgeführt wurden an Tagen ohne Sonneneinstrahlung, sind die Versuchsreihen durch ein Kreuz vor dem Datum (+ 12. VI.) als an Sonnentagen durchgeführte gekennzeichnet. Ueber ihre verschiedenen Ergebnisse wird später zu berichten sein.

Im Gegensatz dazu wurden die Versuche mit den beiden andern Arten entsprechend ihrer Lebensweise im abgedunkelten Raum bzw. in einem nur wenig erleuchteten Keller durchgeführt. Es war somit den Biotopen der Tiere weitestgehend Rechnung getragen.

Als Versuchsbehälter dienten große Petrischalen mit einem Durchmesser von 40 cm, deren Boden mit aufgerauhter Pappe belegt war. Auf diese Pappe wurde ein Netz aufgezeichnet, dessen Linien 1 cm Abstand hatten. Teilweise wurden die Versuche auch, besonders mit Carabus auratus L, auf einem freien Balkon durchgeführt, wo die Tiere unter dem ungehinderten Einfluß der Sonne standen. Als Futtertiere fanden für Carabus auratus L Mehlwürmer und Regenwürmer in verschiedenen Größen Verwendung. Letztere wurden auch Carabus granulatus L geboten. Für Calathus fuscipes Goeze eigneten sich nur Regenwürmer jüngerer Stadien und Enchyträen.

Die hier niedergelegten Versuchsprotokolle aller Modifikationen stellen nur einen Auszug aus der Zahl aller vorhandenen Protokolle dar.

Die Anordnung der Versuche nahm von bestimmten Beobachtungstatsachen ihren Ausgang. Von Beschattungsversuchen mit Carabus auratus L wurde Abstand genommen, da die Tiere den Schatten aufsuchen bei höherer Wärmeintensität der Sonnenstrahlen, also auf Grund ihres Feuchtigkeitsbedürfnisses in den Schatten getrieben werden, wogegen sie sich dem Lichte gegenüber als photophil erwiesen haben.

Die optische Reaktionslosigkeit auf die Nahrung bei Carabus granulatus L und Calathus fuscipes Goeze und Beobachtungen über die Reaktion gegenüber Schatten, ohne daß veränderte Feuchtigkeitsverhältnisse vorlagen, gaben Veranlassung, die Reaktion dieser Arten auf den Schatten festzustellen.

Soweit in den Protokollen Angaben über eine Reaktion in Fühlerweite zu finden sind, bedeutet dies, daß die betreffenden Tiere erst dann die Nahrung bemerkten, wenn sie mit den Fühlerspitzen in Berührung kam, wo sich ja die meisten Geruchspapillen auf den Fühlern befinden, daß die Tiere also lediglich chemisch reagierten.

Soweit es nötig war, den Versuchstieren die Fühler oder Labialpalpen zu exstirpieren, geschah dies in der Aethernarkose. Auch zur Verklebung der Augen mit Eisenlack wurden die Käfer vorher narkotisiert, um ein Abkratzen des noch frischen Lackes auszuschalten. In beiden Fällen waren die Tiere 24 Stunden nach der Behandlung voll reaktionsfähig.

### a) Carabus auratus L.

#### aa) Die Reaktionen ungeblendeter Tiere.

Wie auch in den folgenden Abschnitten sind Versuchsreihen angesetzt worden mit Tieren, denen teilweise Fühler und Labialpalpen exstirpiert waren, bzw. beides zugleich. Diese Vorkehrungen sollten ein Maß abgeben für die Beurteilung, ob bei fehlenden chemischen Sinnesorganen eine Reaktion lediglich mittels der Augen stattfand. Diese Ergebnisse werden in den einzelnen Kapiteln nacheinander be-

sprochen, und zwar zunächst die Tiere, die im Vollbesitz ihrer Geruchs- und Geschmackssinnesorgane stehen (Abkürzung: + F + Lp), dann die Tiere mit exstirpierten Labialpalpen (+ F —Lp), darauf solche, denen nur die Fühler fehlen (— F + Lp), und schließlich diejenigen, denen diese beiden Sinnesorgane fehlen (— F — Lp).

Versuchsprotokolle:

Käfer + F + Lp.

1. + 12. VI. Tier 1. Stutzt in 4 cm und geht mit vorgehaltenen Fühlern auf laufenden Mehlwurm zu. Versuch aus 6 cm wiederholt Deutliche optische Fixierung.

2. + 12. VI. Tier 11. Läuft in 6 cm vorbei.

3. + 13. VI. Tier 18. Findet Mehlwurm mehrmals aus 3 und 4 cm. Mehlwurm liegt sowohl lateral als auch schräg vor dem Kopf.

4. + 13. VI. Tier 19. Reagiert einige Male aus 2 cm und findet den Mehlwurm.

5. + 13. VI. Tier 20. Mehlwurm seitlich von ihm in 3 cm, wird gefunden. Findet ihn schräg vor sich in 6 cm, ebenso in kürzerer Entfernung.

6. 9. VI. Tier 1. Mehlwurm bewegt sich in 4 cm, keine Reaktion, geht kurz darauf aus 3 cm im Bogen heran und packt zu. Will später auf der Schleimspur eines Regenwurms in's Substrat beißen.

Käfer + F — Lp.

7. + 12. VI. Tier 2. Läuft mehrmals über Mehlwurm hinweg und in etwa 4 cm vorbei.

8. + 12. VI. Tier 6. Reagiert auf laufenden Mehlwurm in 4 cm mehrmals, läuft hin und packt nicht zu. Steht mit aufgeregtem Fühlerspiel über ihm.

9. + 14. VI. Tier 2. Findet Mehlwurm seitlich aus 2 cm, packt nicht zu.

10. 9. VI. Tier 2. Kommt aus 3 cm mit starkem Fühlerspiel heran, packt aber stets daneben. Sucht nach Mehlwurm aufgeregt mit auf das Substrat gedrückten Fühlern umher.

Käfer — F + Lp.

11. + 12. VI. Tier 3. Mehlwurm kriecht in 2,5 cm vorbei, Käfer findet ihn und packt zu. Mehlwurm liegt 4,5 cm seitlich, wird gefunden. Beute fällt 5 cm von ihm nieder, er stutzt im Lauf und findet sie. Packt aber erst zu, wenn Mehlwurm die Labialpalpen berührt, sucht vorher etwas herum. Findet Mehlwurm aus 6 cm.

12. + 14. VI. Tier 7. Findet Mehlwurm sicher aus 5 cm.

13. 9. VI. Tier 3. Keine Reaktion in 2 cm, auch nicht in 1 cm. Erst wenn Regenwurm die Labialpalpen berührt, packt er sicher zu. Sucht Schleimspur ab.

Käfer — F —Lp.

14. + 14. VI. Tier 4. Reagiert auf Mehlwurm aus 1,5 cm, läuft drüber weg. Sieht ihn 3 cm seitlich und läuft drüber weg. Reagiert

auf Hand in 10 cm.

15. + 14. VI. Tier 8. Reagiert auf Mehlwurm aus 4 cm, läuft drüber weg.

16. 9. VI. Tier 4. Reagiert erst, als Regenwurm seine Mandibeln berührt, packt aber stets daneben. Mandibeln sind nur sehr wenig geöffnet wie bei Käfern + F — Lp.

### Auswertung der Ergebnisse:

Die Käfer können sehr gut ihre Beute sehen und werden optisch geleitet. Das geht besonders eindeutig aus Prot. 14 und 15 hervor, bei Käfern, die nur auf die Augen angewiesen sind. Die Entfernung, in der sie die Beute sicher finden, beträgt im Mittel 3,9 cm. Die Berechnung ergab eine Streuung von $\sigma = \pm 1{,}617$ cm. Der mittlere Fehler beträgt $m = \pm 0{,}2495$ cm, also der Wert $M \pm m = 3{,}9 \pm 0{,}2495$ cm. Jedoch fanden die Versuchstiere bis 6 cm Entfernung sicher ihre Beute. Es reicht das Sehvermögen aber auch darüber noch hinaus. (Prot. 14, so auch die Angaben v. Lengerkens). Auch Käfer, denen die Fühler fehlen, für die also die geruchliche Orientierung in großem Umkreis ausfällt, finden die Beute sicher aus größerer Entfernung. Ein Vergleich optisch reaktionsfähiger Tiere mit solchen, deren Augen ausgeschaltet sind, zeigt, daß einer Reaktionsfähigkeit mit Hilfe der Augen von 3,9 cm nur eine solche von 2,7 cm entspricht, wenn die Tiere auf den Geruch allein angewiesen sind. Die Streuung dieses letzteren Wertes beträgt $\sigma = \pm 0{,}9975$ cm, der Wert $M \pm m = 2{,}7 \pm 0{,}2127$ cm.

Es ist gleichgültig, ob das Beutetier sich im Bereich der frontalen oder lateralen Facetten befindet, es wird in beiden Lagen gefunden, wie Prot. 3, 5 und 14 zeigen.

Die Käfer sehen zwar die Beute, doch mangelt es ihnen bei fehlendem binokularen Sehfeld auch an einer monokularen Entfernungslokalisation. Sie laufen bei fehlenden Labialpalpen vielfach über die Beute hinweg, nachdem sie sie vorher gesehen haben und darauf zu gelaufen sind. Sie können die Lage der Nahrung nicht genau fixieren. Daß die Käfer auch über dem Wurm stehen bleiben, beweist, daß sie in dem Moment hilflos sind, wo der Wurm höchstens nur noch geringe Teile ihres Sehfeldes einnimmt. Es wird bei ihnen dann keine Reaktion zum Zugreifen ausgelöst. Eine Lagefixierung mittels der Augen hat nicht stattgefunden, sonst hätten die Käfer auch bei fehlenden Labialpalpen ihre Beute gefunden. Ohne Labialpalpen ist der Käfer also selbst bei Vorhandensein aller andern Sinnesorgane auf den Zufall angewiesen, wenn er ein Beutetier ergreifen will, wobei die Bedeutung des vorausgegangenen Sehaktes nicht verringert wird.

Aus den Versuchen, die an sonnenverdeckten Tagen vorgenommen wurden, geht hervor, daß die Käfer bei dieser geringen Lichtintensität nicht ihre Augen bei der Nahrungssuche gebrauchen können. Sie zeigen in keinem Falle optische Reaktionen, sondern finden zu ihrer Beute nur mittels des Geruchssinnes. Darin zeigt diese Art eine Parallelerscheinung zu den Ergebnissen bei Carabus granulatus L, der an einen viel dunkleren Biotop gebunden ist, und es erweist sich, daß es

für Carabus auratus L nicht nur die hohe Intensität des Sonnenlichtes ist, welche ihn befähigt, seine Beute zu sehen, sondern auch seine der vorgenannten Art gegenüber größere Lichtstärke.

In den folgenden Versuchen soll gezeigt werden, auf welche Weise der Käfer von der Lichtintensität beim Gebrauch seiner Lichtsinnesorgane abhängig ist. Es wurden den Tieren Imitationen ihrer Beute vorgesetzt. Die Versuche fanden bei bedecktem Himmel statt.

Versuchsprotokolle:

Imitation nicht mit Nahrungssaft benetzt.

Käfer + F + Lp.

1. 9. VI. Tier 1. Reagiert nicht auf bewegte Imitation, läuft drüber und drunter weg.

2. 9. VI. Tier 9. Imitation wird bewegt, keine Reaktion.

3. 9. VI. Tier 10. Keine Reaktion auf die bewegte Imitation.

Da die Versuche mit Tieren bei teilweise fehlenden Fühlern und Labialpalpen die gleichen Ergebnisse zeitigten, bleiben sie unerwähnt.

Imitation mit Nahrungssaft benetzt.

Käfer + F + Lp.

4. 9. VI. Tier 1. Kommt aus 2 cm auf die Imitation zu und greift sicher.

5. 9. VI. Tier 13. Reagiert in 3 cm und greift sicher zu.

Käfer + F — Lp.

6. 9. VI. Tier 2. Kommt aus 4 cm heran und packt sehr unsicher zu, mehrmals daneben.

Käfer — F + Lp.

7. 9. VI. Tier 3. Reagiert erst in Reichweite der Labialpalpen und packt sicher zu.

Nahrungssaft allein, an Glasstab gereicht.

Käfer + F + Lp.

8. 9. VI. Tier 1. Reagiert auf Glasstab aus 4 cm und packt sicher zu. Läuft teilweise in Richtung des in 6 cm gehaltenen Stabes, teils auch in anderer Richtung annähernd zickzack. Lauf stets sprungweise, so daß er auch verschiedentlich über den Stab hinwegläuft.

9. 9. VI. Tier 10. Wird der Glasstab in 4 cm gehalten, so kommt Käfer mit lebhaftem Fühlerspiel darauf zu und packt sicher. Wird das saftfreie Ende in 4 cm bewegt, so reagiert er nicht.

Käfer + F — Lp.

10. 9. VI. Tier 2. Nimmt aus 3 cm an, greift aber nicht zu, die sehr wenig gespreizten Mandibeln tappen über den Glasstab hin.

Käfer — F + Lp.

11. 9. VI. Tier 3. Reagiert auf den Stab erst, wenn er die La-

bialpalpen berührt. Bei Entzug tastet er mit den Labialpalpen den Boden schrittweise ab. Der vor ihm und seitlich bewegte Stab ruft erst dann Reaktion hervor, wenn er die Labialpalpen berührt.

Auswertung der Ergebnisse:

Wie auch schon in der vorbehandelten Versuchsreihe resultiert bei letzterer, daß die Käfer bei bedecktem Himmel infolge der geringen Lichtintensität nicht optisch reagieren, und demzufolge auch die Imitation nicht beachten, sofern sie unbenetzt ist. Sie reagieren erst auf letztere, wenn sie mit Nahrungssaft benetzt und so bei Inaktivität des Gesichtssinnes dem Geruchssinn der Käfer zugänglich gemacht sind.

Verschiedentlich jagten die Tiere sprungweise durch den Behälter, und zwar dann, wenn sie die mit Nahrungssaft benetzte Imitation vorher gerochen hatten. Da sie manchmal annähernd genau die Richtung auf die Imitation inne hatten, schien es, als folgten sie doch einem optischen Reize, zumal sie auch hin und wieder der Lage der Imitation mit plötzlichen Wendungen folgten. Doch mag es dahingestellt sein, bis zu welchem Grade das wirklich zutrifft. Veränderte Intensität des Lichtes bei bedecktem Himmel mag dabei eine Rolle gespielt haben. Dieses „scheinbare" Sehen hat sich schon bei den vorausgegangenen Versuchen in voller Sonne als Tatsache erwiesen, ebenso wurden unbenetzte Imititationen in hellem Sonnenlichte angenommen.

Es läßt sich also bei geringerer Intensität des Sonnenlichtes und damit gleichlaufender Inaktivität der Augen eine Umstellung auf den Geruchssinn feststellen.

bb) Die Reaktionen geblendeter Tiere.

Da hier und auch bei den folgenden Arten die Versuchsmodifikationen, wo Fühler und Labialpalpen ausgeschaltet waren, stets die gleichen Ergebnisse beobachten ließen wie in den vorangegangenen derartigen Versuchsreihen, finden mit geringen Ausnahmen nur noch Käfer mit normal arbeitenden chemischen Sinnesorganen (+ F + Lp) Berücksichtigung.

Versuchsprotokolle:

1. + 12. VI. Tier 5. Kommt aus 2 cm an Wurm heran und packt ihn. Bei Wiederholung aus 1,5 cm. Folgt dem in Fühlerweite vorgehaltenen Wurm in Windungen unmittelbar nach.
2. + 13. VI. Tier 5. Findet Mehlwurm aus 1,5 cm.
3. + 13. VI. Tier 1. Findet Mehlwurm in Reichweite der Fühler. Nahrungssaft allein, an Glasstab gereicht.
4. + 13. VI. Tier 5. Findet Stab in 2 cm und faßt sicher.
5. + 14. VI. Tier 18. Findet aus 4 cm den Stab und faßt sicher.

Auswertung der Ergebnisse:

Es zeigt sich volle Uebereinstimmung mit den Versuchsergebnissen bei bedecktem Himmel. Hier wie dort bei mangelnder Reaktionsfähigkeit der Sehorgane eine Umstellung auf den Geruchssinn.

Fehlt also dem Carabus auratus L die zur völligen Reaktionsfähigkeit der Augen nötige Lichtintensität, so vermitteln ihm Geruchs- und Geschmackssinn unmittelbar das Auffinden der Nahrung. Er ist zwar im Stande, genügende Lichtmenge vorausgesetzt, seine Umgebung genau zu beobachten und seine Beute auf weitere Entfernungen hin zu sehen, jedoch ist das endgültige Auffinden und Ergreifen der Beute von der vollen Aktionsfähigkeit vor allem der Labialpalpen abhängig. Damit ist festgestellt, daß das Sehvermögen von Carabus auratus L nur beschränkte Ausmaße erreicht.

### b) Carabus granulatus L.

#### aa) Die Reaktionen ungeblendeter Tiere.

Versuchsprotokolle:

Käfer + F + Lp.

1. 20. V. Tier 3. Nimmt keine Notiz, erst in Reichweite der Fühler.

2. 21. V. Tier 3. Sucht mit lebhaftem Fühlerspiel, geht aus 3 cm auf Wurm zu und packt sofort. Findet ihn ohne Mühe bei jeder Wiederholung.

3. 23. V. Tier 12. Reagiert auf die Schleimspur des Wurms und will zugreifen. So zu wiederholten Malen. Folgt dem Wurm auf seiner Schleimspur mit gesenktem Kopf (Labialpalpenarbeit) und stürzt aus 2 cm auf ihn. Nach Abschüttelung kommt er aus gleicher Entfernung im Bogen an ihn heran.

4. 25. V. Tier 16. Sucht Schleimspur des Wurms ab. Wurm nähert sich von hinten, in 3 cm dreht sich der Käfer mit lebhaftem Fühlerspiel herum und findet ihn sicher.

Käfer — F + Lp.

5. 21. V. Tier 10. Läuft 1,5 cm an Wurm vorbei. Wurm kriecht 4 cm entfernt unbemerkt vorbei. Läuft 1 cm an Wurm vorbei, bald danach ebenso in 2 cm.

6. 23. V. Tier 13. Wird auf Wurm aufmerksam, als er ihn mit den Palpen berührt. Wurm wird neben ihm niedergelegt, windet sich, keine Reaktion, Entfernung 1 cm. 24. V. bei 0,5 cm keine Reaktion, erst in Reichweite der Labialpalpen. Packt dann sicher zu.

7. 25. V. Tier 17. Wenn Wurm über Reichweite der Labialpalpen hinausgeht, wird er trotz Suchbewegungen nicht gefunden.

Imitation nicht mit Nahrungssaft benetzt.

Käfer + F + Lp.

8. 24. V. Tier 12. Schenkt der Imitation keine Beachtung. Wenn er zufällig draufstößt, betrillert er sie mit den Fühlern und läuft weiter.

9. 26. V. Tier 20. Läuft achtlos über Imitation hinweg.

Imitation mit Nahrungssaft benetzt.

Käfer + F + Lp.

10. 24. V. Tier 12. Kommt aus 3 cm auf Imitation zu. Beachtet

Platz, wo Imitation vorher gelegen und will Mandibeln einschlagen.

11. 25. V. Tier 16. Kommt aus 4 cm in schwachem Bogen auf Imitation zu und findet sicher.

Nahrungsgaft allein, an Glasstab gereicht.

Käfer + F + Lp.

12. 25. V. Tier 16. Geht aus 4 cm sicher auf Glasstab zu, so zu wiederholten Malen.

13. 26. V. Tier 20. Kommt aus Fühlerweite und packt sicher.

Auswertung der Ergebnisse:

Die Versuche zeigen, es wurden 68 angestellt, daß die Käfer nicht optisch geleitet werden bei der Nahrungssuche, sondern nur auf die chemischen Sinne angewiesen sind, wie es auch den Untersuchungsergebnissen anderer Autoren (Delkeskamp (4) Krumbiegel) entspricht. Das äußert sich einmal darin, daß sie die Schleimspur absuchen, die nicht sichtbar ist und vor allem darin, daß Tiere, denen die Fühler fehlen, die Beute nicht bemerken, selbst wenn sie dicht vor ihnen liegt, sondern erst dann, wenn sie in die Reichweite der Labialpalpen kommt. Ihr Gesichtssinn ist also unbeteiligt. Es ist daraufhin nicht anders zu erwarten, als daß sie die Imitation erst dann annehmen, wenn diese mit Nahrungssaft benetzt ist. Auch der Nahrungssaft allein wird ohne weiteres gefunden.

Einige wenige Beobachtungen, daß Carabus granulatus L in heller Sonne, also dem Biotop von auratus L entsprechend, mit plötzlichen ruckhaften Wendungen scheinbar sich dem Mehlwurm zudrehte, lassen darauf schließen, daß er in derartiger Umgebung die Fähigkeit besitzt, auf optischen Reiz hin seine Beute zu finden. Es wäre dieses eine Parallelerscheinung zu dem Verhalten von Carabus auratus L im Biotop des granulatus L. Es wurden jedoch darüber keine planmäßigen Untersuchungen angestellt, da die Umstände, unter denen die wenigen Beobachtungen erfolgten, keine Beziehung zur Lebensweise der Art besitzen.

bb) Die Reaktionen gegenüber farbbedingten verschiedenen Helligkeitswerten.

Da bei Carabus granulatus L die Augen bei der Nahrungssuche versagten, sollte die Reaktionsfähigkeit gegenüber verschiedenen Helligkeitswerten geprüft werden, um dadurch ein Leistungsmaß für das Auge zu erhalten. Zu diesem Zweck wurden den Versuchstieren farbige Pappen in der Größe 8 × 10 cm vorgehalten, die teils mit Nahrungssaft (+ N) benetzt waren, teils nicht (— N). Verwendung fanden ein Gelb, Rot und Grün neben einer rein weißen Pappe.

Versuchsprotokolle:

Käfer + F + Lp.
Weiße Pappe + N.

1. 8. VI. Tier 24. Reagiert in Fühlerweite und will zupacken.

2. 8. VI. Tier 26. Nimmt Pappe in Fühlerweite an. Tastet in weiterer Entfernung mit Fühlern umher.
3. 8. VI. Tier 25. Reaktion in Fühlerweite. Will zupacken. Geht Pappe über 1,5 cm hinaus, so wird sie nicht mehr gefunden. Käfer sucht mit lebhaftem Fühlerspiel auf dem Boden umher und wendet sich dabei nach rechts und links.

Weiße Pappe — N.

4. 8. VI. Tier 21. Keine Reaktion, weder dicht vor dem Kopf noch sonst in weiterer Entfernung.
5. 8. VI. Tier 22. Läuft in gerader Richtung (seiner Laufrichtung) mit Fühlerspiel auf die Pappe zu, biegt kurz vorher ab und läuft daran entlang. (Thigmotaktisches Verhalten, wie es Krumbiegel (13) auch bei Carabus nemoralis Müll. festgestellt hat.)

Gelbe Pappe + N.

6. 10. VI. Tier 21. Reagiert in Fühlerweite.
7. 10. VI. Tier 26. Reaktion in Fühlerweite. Wird Pappe weggezogen, so sucht er nach verschiedenen Seiten unter Fühlerspiel umher. Läuft in 3 cm nahezu parallel zur Platte an ihr vorbei.

Gelbe Platte — N.

8. 8. VI. Tier 22. Keine Reaktion.
9. 10. VI. Tier 26. Pappe wird in verschiedener Entfernung gehalten, keine Reaktion.

Rote Pappe + N.

10. 10. VI. Tier 23. Kommt aus 3,5 cm heran nach vorheriger allseitiger Suche mit den Fühlern.
11. 10. VI. Tier 25. Reagiert aus 2 cm und will zupacken.

Rote Pappe — N.

12. 8. VI. Tier 22. Keine Reaktion.
13. 10. VI. Tier 24. Nimmt keine Notiz von schräg vorgehaltener Pappe und läuft seinen Weg unbeirrt.

Grüne Pappe + N.

14. 8. VI. Tier 21. Reagiert in Fühlerweite und läuft darauf zu. Ueber Fühlerweite keine Reaktion.

Grüne Pappe — N.

15. 8. VI. Tier 22. Keine Reaktion.
16. 8. VI. Tier 23. Läuft achtlos daran vorbei.

Auswertung der Ergebnisse:

Die Käfer sprechen auf die verschiedenen Helligkeitswerte der farbigen Pappen nicht an. Sie reagieren nur, wenn diese mit Nahrungssaft benetzt sind, da sie dann durch den Duft angelockt werden. Irgendwelche Beeinflussungen durch Pappen, die schräg zu ihrer Lauf-

richtung aufgestellt wurden, fanden nicht statt. Es scheidet also auch hier jede optische Reaktion aus.

### cc) Die Reaktionen gegenüber Schatten.

Gelegentlich geschah es bei den Versuchen, daß die Tiere in den Schatten der Hand oder irgendwelcher sonstiger Gegenstände liefen und dort blieben. Dieses Verhalten zeigte sich sowohl in dem dem Biotop angepaßten Untersuchungsraum als auch besonders in der Sonne. Auf die Sonderstellung dieser Versuche ist in den Vorbemerkungen zu den Versuchsergebnissen bereits eingegangen. Zur Prüfung dieser Reaktion war eine 60×60 cm messende Platte aus Pappe 10 cm hoch über dem Boden auf einem besonnten Balkon aufgestellt.

Versuchsprotokolle:

Käfer + F + Lp.

1. + 16. VI. Tier 30. Geht aus 30 cm unter die Platte und bleibt darunter. Läuft 10 cm an der Platte vorbei, Lauf geradeaus, bis zum Mauerschatten. Dort 10 cm über die Licht-Schatten-Grenze in den Schatten gelaufen hält er inne und bleibt sitzen. Geht abermals unter die Platte und bleibt darunter.

2. + 16. VI. Tier 32. Läuft in den Mauerschatten und verharrt dort. Läuft 8 cm und 6 cm an der Platte vorbei. Läuft 6 mal unter die Platte und bleibt 5 mal darunter.

3. + 16. VI. Tier 33. Läuft 10 mal unter die Platte und verbleibt dort in 9 Fällen. Läuft 12 cm am Schatten vorbei.

4. + 16. VI. Tier 35. Geht 10 mal unter die Platte und verharrt dort.

5. + 19. VI. Tier 37. Läuft 7 cm am Schatten vorbei. Läuft 10 mal unter die Platte und verharrt dort.

Die folgenden Versuche sind der besseren Gegenüberstellung halber vorweggenommen.

Käfer + F + Lp mit geblendeten Augen.

6. + 16. VI. Tier 41. Läuft in Kreisen umher, dann auch teilweise kurze Strecken geradlinig, dabei sehr schnell seine Richtung ändernd. Reagiert nicht auf Schatten, läuft stets unter dem Schatten der 10 cm hohen Platte weg.

7. + 16. VI. Tier 42. Läuft ebenfalls teils im Kreise, teils in kurzen Strecken mit abwechselnder Richtung. Reagiert nicht auf Schatten.

8. + 16. VI. Tier 43. Läuft teilweise im Kreise und kurzstreckig zickzack. Dieselben Lauffiguren auch unter der Platte, doch sind keine Reaktionen auf den Schatten wahrzunehmen.

9. + 21. VI. Tier 43. Während nicht geblendete Tiere im Schatten verharrten, läuft dieses weiter wie die andern vor ihm, ohne auf die Dunkelheit zu reagieren. Lauf wie vor, jedoch nicht im Kreise, dafür längere Strecken geradeaus.

Auswertung der Ergebnisse:

Es macht sich bei den Versuchen der starke Trieb bemerkbar, den Einwirkungen des hellen Lichtes zu entgehen und den Schatten aufzusuchen. Je nachdem wie stark der Schatten der Platte oder der Mauer in seiner Reizwirkung überwog, wurden die Käfer geleitet.

Daß die Käfer tatsächlich auf optischen Reiz hin die schattigen Stellen aufsuchten, erhellt aus den Protokollen 6—9, wo sie als geblendete Tiere keinen irgendwie gerichteten Lauf zeigten, sondern teils im Zickzack ohne jede Orientierung sich bewegten. Selbst wenn sie in den Schatten gelangt waren, hielten sie im Laufe nicht inne.

Sie finden also mittels der Augen zu ihren dunklen Verstecken hin und vermögen optisch geleitet das helle Tageslicht zu fliehen, da sie mit geblendeten Augen nur durch Zufall, infolge ihrer eigentümlichen Laufbewegungen, den Schatten auffanden.

Der Lauf in den Schatten war bei den normalen Tieren nie durch den Stand der Sonne bedingt. Sie liefen in Richtung von der Sonne weg und auch auf sie zu, teils auch schräg zu ihr.

dd) Die Reaktionen geblendeter Tiere.

Versuchsprotokolle:

Käfer + F + Lp.

1. 23. V. Tier 3. Geht im Bogen auf Wurm zu und faßt sicher. Findet bei Wiederholung gleichfalls gut und sicher.

2. 7. VI. Tier 2. Sucht Schleimspur ab. Merkt Wurm aus 1,5 cm, packt zu.

Käfer + F — Lp.

3. 23. V. Tier 11. Sucht aufgeregt Schleimspur ab. Merkt Wurm auf 2 cm, packt oftmals daneben. Weggeschleudert findet er im Bogen aus 2 cm zum Wurm zurück und greift abermals zuerst daneben.

4. 24. V. Tier 6. Findet aus 2 cm zum Wurm, läuft aber mit etwas gespreizten Mandibeln darüber hinweg. Geht bei Wiederholung aus 2 cm auf Wurm los, beißt wieder nicht zu, obwohl er mit etwas gespreizten Mandibeln herumsucht.

5. 7. VI. Tier 6. Merkt Wurm in Fühlerweite, beißt aber nicht zu. Mit 2 Wiederholungen.

Nahrungssaft allein, an Glasstab gereicht.

Käfer + F + Lp.

6. 23. V. Tier 3. Geht aus 4 cm Entfernung an den Glasstab und packt zu. Wiederholung mehrmals mit gleichem Erfolg. Fühlerspiel sehr lebhaft. Findet aus 3 cm sicher den Stab.

7. 24. V. Tier 3. Will an der Stelle in den Boden beißen, wo Glasstab mit Nahrungssaft auftupfte. Findet aus 4 cm im Bogen und greift sicher zu.

Die vordere Hälfte des Auges ist geblendet.

Käfer + F + Lp.

8. 21. V. Tier 11. Läuft aus 3 cm auf Wurm zu und packt ihn.

Bei Wiederholung wird er in Fühlerweite aufmerksam. Richtet sich auf, als ihm Wurm von schräg rückwärts vorgehalten, richtet sich jedoch ebenfalls auf, wenn Wurm ihm von vorn vorgehalten, sobald er in Fühlerweite ist.

9. 23. V. Tier 2. Sucht Schleimspur ab. Kommt im Bogen aus 3 cm auf Wurm zu und faßt ihn sicher. Wiederholung mit gleichem Ergebnis.

Käfer — F + Lp.

10. 7. VI. Tier 17. Bemerkt Wurm erst in Reichweite der Labialpalpen. Der sich bewegende Wurm ruft in 2 cm keine Reaktion hervor. Die hintere Hälfte des Auges ist geblendet.

Käfer + F + Lp.

11. 20. V. Tier 5. Wird 2 cm entfernt aufmerksam. Orientierung mit den Fühlern. Wiederholung mit gleichem Ergebnis.

12. 21. V. Tier 5. Reagiert auf schräg von rückwärts vorgehaltenen Wurm, sobald er in Reichweite der Fühler ist.

Auswertung der Ergebnisse:

Die Käfer zeigen keine optische Reaktion bei der Nahrungssuche, da sie auch mit geblendeten Augen unter denselben Umständen zur Beute finden wie ungeblendete Tiere.

Auch der Nahrungssaft allein verfehlt seine Wirkung nicht. Die Tiere werden durch den Geruchssinn zu ihm geleitet.

Im Zusammenhang damit scheiden bestimmte Bezirke des Auges, evtl. die mit kleinerem Sehfeld, durch die Inaktivität des gesamten Auges für die Nahrungssuche aus, wie in den Protokollen 8—12 unter Beweis gestellt ist.

Es wurde noch das Verhalten geblendeter Tier nachgeprüft, die in einem großen Gefäß die Möglichkeit hatten, sich unter einzeln verteilten Moospolstern zu verkriechen. Mit ganz geringen Ausnahmen nur saßen diese Tiere 24 Stunden nach Ansetzen des Versuches frei im Behälter, da für sie die Reizwirkung des Lichtes fortfiel. Das erhellt auch aus folgender Notiz „sie sitzen apathisch und laufen nicht durcheinander bei Lüften der Deckplatte".

Sie sind also im Gegensatz zur Nahrungssuche beim Aufsuchen ihrer Schlupfwinkel und ihres Biotops abhängig von der Aktivität ihrer Sehorgane.

c) Calathus fuscipes Goeze.

aa) Die Reaktionen ungeblendeter Tiere.

Versuchsprotokolle:

Käfer + F + Lp.

1. 26. VI. Tier 1. Reagiert auf vorgehaltenes Stück Regenwurm in Fühlerweite. Bewegtes Wurmstück bleibt in 0,5 cm seitlich und vorn, ebenso hinten unbeachtet. Auf weitere Entfernung als Fühlerweite keine Reaktion.

2. 26. VI. Tier 3. Bewegtes Wurmstück gibt keine Reaktion.

Reagiert in Fühlerweite. Wurmstück 1 cm schräg vorn vorgehalten, läuft im Bogen hin und greift zu. Bei Wiederholung gleiches Ergebnis.

3. 26. VI. Tier 4. Wurmstück wird 1,5 cm seitlich gehalten, Käfer kommt im Bogen heran und greift zu. Findet mehrere Male sicher aus 2 cm, auch aus 2,5 cm. Findet immer zur Stelle zurück, wo Wurmstück lag, selbst aus 2,5 cm. Macht beim Vorhalten des Wurmstückes und Wegziehen typische Suchbewegungen mit den Fühlern bei aufgerichtetem Vorderkörper. Wurm bewegt verursacht keine Reaktion.

4. 26. VI. Tier 6. Ohne Reaktion auf bewegtes Wurmstück. Reagiert in Fühlerweite und findet sicher. Findet Wurmstück aus 1 cm und faßt sicher.

5. 26. VI. Tier 7. Reagiert in Fühlerweite, findet aus 1 cm. Reagiert nicht auf das vor und neben ihm bewegte Wurmstück.

Nahrungssaft allein, an Glasstab gereicht.

Käfer + F + Lp.

6. 1. VII. Tier 7. Reagiert in Fühlerweite, auch einmal aus 1 cm und will in Stab beißen.

7. 2. VII. Tier 6. Findet aus 1,5 cm und will zugreifen.

8. 10. VII. Tier 18. Reaktion erfolgt in Fühlerweite, findet auch sicher aus 1 cm. Bei Wiederholung findet er mehrmals aus 1 cm, stets im Bogen herangehend.

9. 10. VII. Tier 20. Reagiert in Fühlerweite und will in Stab beißen. Findet sicher aus 1 und 1,5 cm.

Auswertung der Ergebnisse:

In gleichem Maße wie die vorangegangene Art entbehrt Calathus fuscipes Goeze einer optischen Orientierung gegenüber seiner Nahrung. Selbst Nahrungsteile, die in unmittelbarer Nähe seiner Augen sich bewegen, finden keine Beachtung. Das erklärt sich aus der geringen Lichtstärke des Ommatidiums. Auch hier wird das Auffinden der Nahrung durch die Funktion der chemischen Sinne gesichert.

bb) Die Reaktionen geblendeter Tiere.

Versuchsprotokolle:

Käfer + F + Lp.

1. 28. VI. Tier 9. Reagiert in Fühlerweite und faßt sicher zu.

2. 28. VI. Tier 10. Findet sicher aus 1 cm. Bei Wiederholung ebenfalls aus 1 cm. Reagiert gewöhnlich in Fühlerweite.

3. 28. VI. Tier 12. Findet aus 1 cm sicher.

4. 30. VI. Tier 12. Findet aus 1 cm. Mehrmals Reaktion in Fühlerweite.

5. 1. VII. Tier 9. Reagiert in Fühlerweite.

6. 1. VII. Tier 11. Beachtet Wurmstück erst, wenn es die Fühler berührt.

Nahrungssaft allein, an Glasstab gereicht.

Käfer + F + Lp.

7. 1. VII. Tier 10. Findet Stab aus 1 cm.
8. 1. VII. Tier 13. Reagiert in Fühlerweite und will zufassen.
9. 2. VII. Tier 10. Reagiert in Fühlerweite und greift sicher zu.
10. 12. VII. Tier 16. Reaktion erfolgt in Fühlerweite, will zugreifen.
11. 12. VII. Tier 18. Reagiert in Fühlerweite, findet den Glasstab sicher, findet auch aus 1 cm sicher.
12. 12. VII. Tier 20. Reagiert in Fühlerweite.

Auswertung der Ergebnisse:

Das gleiche Verhalten der geblendeten Tiere gegenüber den ungeblendeten beweist die Funktionslosigkeit der Sehorgane für die Nahrungssuche bei Calathus fuscipes Goeze.

Folgende Notiz gab Veranlassung, die Reaktionsfähigkeit der Augen auf die Unterschiede zwischen Helligkeit und Dunkelheit zu prüfen: Während die ungeblendeten Tiere bei den Versuchen stets die dunkelsten Stellen aufsuchten, reagierten die geblendeten Tiere nicht in dieser Weise.

Die darüber angestellten Versuche ergaben, daß die Käfer auf die größere Dunkelheit der ihnen gebotenen Schlupfmöglichkeiten positiv ansprachen, wie ja auch aus der Notiz schon hervorgeht. Sie taten dies sogar schon, wenn der Umfang des Versteckes nur 1 qcm maß. In entsprechend höherem Maße reagierten sie natürlich bei größeren Flächen. Bei je 130 Versuchen zeigten die Tiere bei der Schablonengröße von 1 qcm positive Reaktion in 30% der Fälle. Maß die Schablone 4 qcm, so reagierten sie in 66% der Fälle positiv, und bei einer Größe von 9 qcm in 76% aller Fälle. Je größer also die Schablone gewählt war, desto sicherer setzte die Reaktion ein. Wenn über ihnen die Schablone weggezogen wurde, liefen sie vorwärts oder rückwärts nach, je nach welcher Richtung das Wegziehen erfolgte.

Anschließend sei noch gesagt, daß die Käfer sehr stark auf körperliche Berührung oder Erschütterungen des Untergrundes reagierten, indem sie plötzlich längere Sätze bzw. Sprünge durch den Behälter ausführten.

Die zusammenfassende Beurteilung des Sehvermögens der untersuchten Arten ergibt folgendes: Als einziges Tier vermag Carabus auratus L seine Beute zu sehen und auch seine Umgebung optisch zu erfassen und darauf zu reagieren. Carabus granulatus L und Calathus fuscipes Goeze dagegen reagieren optisch nur für den Gegensatz hell — dunkel. Diese Reaktionsfähigkeit steht in engster Beziehung zu ihrer Lebensweise, da die Tiere durch sie zu ihrem Lebensraum geleitet und an ihn gebunden werden.

## E) ZUSAMMENFASSUNG.

1. Das Auge der Carabinae ist nach einem einheitlichen Typ gebaut. Es ist in allen untersuchten Fällen ein Appositionsauge entwickelt.

2. Die Cornea zeigt eine charakteristische Ausbildung, die mit der verschiedenen Längenausdehnung der Facetten in Beziehung steht. Die randständigen Cornealinsen sind stets länger als die am Scheitelpunkt des Auges gelegenen. Hierin liegt ein Gegensatz funktioneller Natur gegenüber Cicindela, der ein Sonnentier ist.

3. Die optischen Ganglien weichen in einigen Punkten von denen der Cicindelinae ab. In der Reihe der Carabinae sind sie gleich gestaltet. Die beiden Sehnervenkreuzungen zwischen Lamina ganglionaris und Medulla externa einerseits sowie Medulla interna und externa anderseits sind kurz. Die zuführenden Nervenstämme zwischen Basalmembran und Lamina ganglionaris dagegen zeigen eine sehr kräftige Ausbildung und sind stark verlängert, eine Beobachtung, die schon bei vielen Nachtinsekten gemacht ist.

4. Die optische Analyse ergab entsprechend der verschiedenen Lebensweise der Arten voneinander abweichende Resultate. Der Brechungsexponent des Chitins beträgt in allen Fällen $n = 1{,}52$. Die Lichtstärke von Carabus auratus L ist am größten, da seine Cornealinse den größten Durchmesser und das Auge die meisten Facetten besitzt. Bei Carabus granulatus L ist die Lichtstärke um ein geringes, bei Calathus fuscipes Goeze dagegen erheblich geringer. In den Cornealinsen eingelagertes Pigment wurde nicht beobachtet.

5. Bei allen drei Arten liegen die Elementarsehfelder geringster Ausdehnung im frontalen Bereich. Bei Carabus auratus L und granulatus L liegen die Elementarsehfelder größter Ausdehnung im thorakalen Bezirk, bei Calathus fuscipes Goeze dagegen im lateralen.

6. Gemäß der Ausdehnung der Elementarsehfelder besitzen die Arten die größte Sehschärfe im frontalen Bezirk. Sie hat aber für die physiologische Leistungsfähigkeit der Augen keine Bedeutung.

7. Die Schiefstellung der randständigen Ommatidien erzwingt einen bedeutend größeren Einfallswinkel der Strahlen, die zur Rezeption gelangen sollen, da die anatomische Achse nicht mit der Senkrechten auf der Cornealinsenoberfläche zusammenfällt. Das Gesamtsehfeld erfährt dadurch eine Erweiterung. Es beträgt bei Carabus auratus L $182^0$, bei Carabus granulatus L $167^0$ und bei Calathus fuscipes Goeze $159^0$.

8. Die Gestalt der Augen, konischer oder halbkugeliger Umriß, kann in ihrer Abhängigkeit von der Lebensweise der betreffenden Arten allgemein nicht als Maßstab für die Beurteilung der Lebensweise gewertet werden. Sie läßt bei den nach der alten Systematik den Harpalinae zugeteilten Formen keine derartige Deutung zu.

9. Durch die seitliche Anlagerung der Augen am Kopfe kommt nur bei Carabus auratus L eine Ueberschneidung der Sehlinien der vordersten Ommatidien zustande. Dieser Schnittpunkt liegt aber weit außerhalb des Sehbereichs, so daß er praktisch als nicht vorhanden angesehen werden kann. Ein binokulares Sehfeld existiert also nicht, mit wenigen Ausnahmen wie die Gattungen Blethisa Bon., Elaphrus Fabr. und Notiophilus Dum.

10. Die Art der Pigmentierung zeigt einen prinzipiellen Unterschied. Die Menge des Pigmentes nimmt ab, je mehr die Arten in Dämmerung und Dunkelheit ihr Lebensoptimum zeigen.

11. Die Anordnung der Kerne in den Sehzellen läßt eine Verlagerung erkennen in eine gemeinsame Ebene bei Calathus fuscipes Goeze (der 7. Sehzellenkern ist etwas abgesunken), während die Kerne bei Carabus auratus L in zwei Reihen längs des Rhabdoms angeordnet liegen. Carabus granulatus L bildet einen Uebergang, die Kerne sind bei ihm bereits zusammengeballt.

12. Das Verhältnis zwischen der Länge des Kristallkegels und der Cornea ist ein gutes Charakteristikum, über die Lebensweise der betreffenden Art zu entscheiden. Dieses Verhältnis, es ist in dem betreffenden Kapitel mit Lk : Lc bezeichnet, beträgt bei Carabus auratus L 30,5%, bei Carabus granulatus L 62,3% und bei Calathus fuscipes Goeze 77,4%. Auch hier nimmt Carabus granulatus L eine Mittelstellung ein. Je mehr die Form dem Leben in der Dunkelheit sich anpaßt, desto länger wird der Kristallkegel im Vergleich zur Cornealinse.

13. Es wird erörtert, daß diese gleichsinnigen Veränderungen (Punkt 10 und 12) einen funktionellen Anschluß des bei vorliegenden Arten festgestellten Augentyps an das Superpositionsauge darstellen.

14. Bei den physiologischen Untersuchungen ergab sich, daß ungeblendete Tiere von Carabus auratus L optisch auf ihre Beute zu reagieren vermögen. Diese Reaktionsfähigkeit ist aber abhängig von einer starken Lichtintensität, daher nur im Sonnenlichte möglich. Die Tiere reagierten deshalb nicht optisch bei Versuchen, die bei bedecktem Himmel durchgeführt wurden. Sie finden dann ihre Nahrung mittels der chemischen Sinnesorgane, wie überhaupt, ohne Beeinträchtigung der Bedeutung des Sehaktes, zu sagen ist, daß bei mangelnder binokularer und monokularer Entfernungslokalisation das endgültige Auffinden der Nahrung nur bei voller Reaktionsfähigkeit der Labialpalpen möglich ist.

15. Geblendete Tiere reagieren rein chemisch wie die ungeblendeten bei bedecktem Himmel, also bei geringer Lichtintensität.

16. Ungeblendete Tiere von Carabus granulatus L reagieren nicht optisch, sondern wie die geblendeten Tiere nur chemisch. Es erklärt sich aus diesen Versuchen und denen mit Carabus auratus L bei bedecktem Himmel die teilweise große Uebereinstimung der anatomischen Ergebnisse bei beiden Arten.

17. Auf die verschiedenen Helligkeitswerte farbiger Pappen spricht Carabus granulatus L nicht an.

18. Es besteht bei dieser Art eine große Abneigung gegen die Einwirkung hellen Lichtes. Die Käfer suchen auf optischen Reiz hin

die Dunkelheit auf. Geblendete Tiere zeigen gleiche Reaktionen in Licht und Schatten. Solche Tiere haben selbst unter Lichteinfluß nicht das Bestreben, sich unter dem Moose zu verkriechen.

19. Auch bei Calathus fuscipes Goeze geben die Reaktionen ungeblendeter und geblendeter Tiere bei der Nahrungssuche keine Verschiedenheiten. Auch hier findet der Nahrung gegenüber keine optische Orientierung statt.

20. Die Orientierung gegenüber Licht und Schatten erfolgt auch bei dieser Art wie bei Carabus granulatus L durch optische Reaktion.

## F) LITERATURVERZEICHNIS.

Außer einigen Veröffentlichungen jüngeren Datums seien hier nur diejenigen genannt, auf die im Verlauf dieser Ausführungen hingewiesen ist. Eine Gesamtübersicht über die Literatur der Facettenaugen findet sich bei Friederichs und Portillo.


1. Baumgärtner, H.
   Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Phys. 7. 1928, p. 56.
2. Buddenbrock, W. v.
   Eine neue Methode zur Erforschung des Formensehens der Insekten. Naturw. 23. 1935, p. 98.
3. derselbe
   Versuche über die Wahrnehmungsgrenze des Insektenauges. Naturw. 23. 1935, p. 154.
4. Delkeskamp, K.
   Biologische Studien über Carabus nemoralis Müll. Z. Morph. Oek. 19. 1930, p. 1.
5. Demoll, R.
   Die Sinnesorgane der Arthropoden ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917.
6. Exner, S.
   Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig 1891.
7. Friederichs, H. F.
   Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane der Cicindelinen. Z. Morph. Oek. 21. 1931, p. 1.
8. Grenacher, H.
   Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
9. Hesse, R.
   Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.
10. Johannsen, W.
    Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1913.
11. Kirchhoffer, O.
    Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol. 2. 1908.
12. Krumbiegel, I.
    Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Zool. Jahrb. (Abt. System.) 63. 1932, p. 183.
13. derselbe.
    Sinnesphysiologische Untersuchungen an geographischen Rassen. Zool. Jahrb. (Abt. System.) 68. 1936, p. 179.
14. Lengerken, H. v.
    Carabus auratus L und seine Larve. Arch. Naturgesch. 87.

1921, p. 31.
15. Mrozek—Dahl, T.
Coleoptera I: Carabidae, in: Tierw. Dtschlds., Prof. Fr. Dahl. Jena 1928.
16. Portillo, J. del
Beziehungen zwischen den Oeffnungswinkeln der Ommatidien, Krümmung und Gestalt der Insektenaugen und ihrer funktionellen Aufgabe. Z. vergl. Phys. 23. 1936, p. 180.
17. Scheuring, L.
Die Augen von Gebia und Callianassa. Zool. Jahrb. (Abt. Anat.) 44. 1923.
18. Schmidt, W. J.
Einige Verfahren zur mikroskopischen Bestimmung der Brechzahlen von Zellen und Geweben, in: Abderhalden, Handb. biol. Arb. Meth. Abt. V. Teil 10, p. 54.
19. Wolf, E.
Der Einfluß von intermittierender Reizung auf die optischen Reaktionen von Insekten. Naturw. 23. 1935, p. 369.

## Tabelle 1

Längenmaße für Carabus auratus L. fr=frontal. l=lateral.

| | n Anzahl der Messungen | M±m | б | Differenz der Mittelwerte | 3m diff |
|---|---|---|---|---|---|
| Lc fr Länge der Cornealinse l | 87 | 0,128±0,0003<br>0,098±0,0006 | ±0,003<br>±0,006 | 0,030 | ±0,0201 |
| Lk fr Länge des Kristallkegels l | 87 | 0,039±0,0002<br>0,039±0,0002 | ±0,002<br>±0,002 | 0 | ±0,0008 |
| Lf fr Länge der Facette l | 87 | 0,359±0,003<br>0,291±0,002 | ±0,027<br>±0,015 | 0,068 | ±0,0108 |
| Dc fr Durchmesser der Cornealinse l | 87 | 0,025±0,0002<br>0,028±0,0002 | ±0,001<br>±0,001 | 0,003 | ±0,0008 |

## Tabelle 2

Längenmaße für Carabus granulatus L. fr=frontal. l=lateral.

| | n Anzahl der Messungen | M±m | б | Differenz der Mittelwerte | 3m diff |
|---|---|---|---|---|---|
| Lc fr Länge der Cornealinse l | 87 | 0,077±0,0008<br>0,058±0,001 | ±0,008<br>±0,014 | 0,019 | ±0,0038 |
| Lk fr Länge des Kristallkegels l | 87 | 0,048±0,0006<br>0,042±0,0002 | ±0,006<br>±0,002 | 0,006 | ±0,0018 |
| Lf fr Länge der Facette l | 87 | 0,303±0,003<br>0,233±0,002 | ±0,028<br>±0,020 | 0,070 | ±0,0108 |
| Dc fr Durchmesser der Cornealinse l | 87 | 0,022±0,0002<br>0,025±0,0002 | ±0,001<br>±0,002 | 0,003 | ±0,0008 |

## Tabelle 3

Längenmaße für Calathus fuscipes Goeze fr=frontal. l=lateral.

| | n Anzahl der Messungen | M±m | δ | Differenz der Mittelwerte | 3m diff |
|---|---|---|---|---|---|
| Lc fr Länge der Cornealinse l | 87 | 0,062±0,0006<br>0,044±0,0007 | ±0,006<br>±0,007 | 0,018 | ±0,0018 |
| Lk fr Länge des Kristallkegels l | 87 | 0,048±0,0004<br>0,040±0,0003 | ±0,004<br>±0,003 | 0,008 | ±0,0015 |
| Lf fr Länge der Facette l | 87 | 0,286±0,002<br>0,187±0,002 | ±0,023<br>±0,014 | 0,099 | ±0,0084 |
| Dc fr Durchmesser der Cornealinse l | 87 | 0,021±0,0002<br>0,024±0,0002 | ±0,002<br>±0,002 | 0,003 | ±0,0008 |

## Tabelle 4

Vorderer Krümmungsradius r.

| | n Anzahl der Messungen | M±m | δ | Differenz der Mittelwerte | 3m diff |
|---|---|---|---|---|---|
| Carabus auratus L | 48 | 0,073±0,003 | ±0,017 | 0,020 | ±0,012 |
| Carabus granulatus L | 48 | 0,053±0,002 | ±0,012 | 0,040 | ±0,010 |
| Calathus fuscipes Goeze | 48 | 0,093±0,002 | ±0,011 | | |

## Tabelle 5

Verhältniswerte in %. fr=frontal. l=lateral.

| | Lk:Lc | Lc:Lf | |
|---|---|---|---|
| Carabus auratus L | fr | 30,5 | 35,7 |
| | l | 39,8 | 33,7 |
| Carabus granulatus L | fr | 62,3 | 25,4 |
| | l | 72,4 | 24,9 |
| Calathus fuscipes Goeze | fr | 77,4 | 21,7 |
| | l | 90,9 | 23,5 |
| Poecilus cupreus L | fr | 39,7 | |
| | l | 51,0 | |

## Lebenslauf.

Am 30. April 1912 wurde ich, Johannes Otto Hüsing, als Sohn des Lehrers Bruno Hüsing und seiner Ehefrau Franziska geb. Elbers, beide evangelischer Konfession, in Dortmund geboren. Ich bin deutscher Staatsangehöriger. Infolge des Krieges siedelten meine Eltern 1917 nach Sonnenburg bei Küstrin über, wo ich in der Bürgerschule meine Schulzeit begann. Nach der Anstellung meines Vaters als Mittelschullehrer in Landsberg (Warthe) besuchte ich das dortige humanistische Gymnasium, das ich Ostern 1932 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Zur praktischen Vorbereitung für das Universitätsstudium trat ich zunächst unmittelbar nach dem Abiturium im Institut für Pflanzenkrankheiten als Volontär ein, einem Institut der Preuß.-Landw. Versuchs- und Forschungsanstalten zu Landsberg (Warthe), das unter Leitung des verstorbenen Herrn Prof. Dr. Richard Schander stand. Ostern 1933 begann ich mein Studium der Naturwissenschaften an der Universität Berlin. Ich hörte Vorlesungen und Uebungen bei den Herren Professoren und Dozenten Björkmann, Boettger, Deegener, Diels, Fischer, M. Hartmann, Herter, Hesse, Kolkwitz, Krebs, Marcus, Niedermeyer, Noack, Schlenk, Schmidt, Schoenichen, Schuster, Spranger, Zimmer.

Meine bisherigen Veröffentlichungen sind folgende:

Heimische Spinnen. Naturw. Verein Landsberg W., 4. Jahrb. 1932/33, p. 23.

Entomologische Beobachtungen aus unserer engeren Heimat. Ebenda, 4. Jahrb. 1932/33, p. 23.

Wieviel Nektar faßt die Honigblase der Honigbiene? Entom. Rundsch. 50. 1933, Nr. 6, p. 80 und Nr. 7, p. 97.

Ueber einen neuen Parasiten Lariophagus distinguendus Först. (Hym. Chalc.) an Ptinus fur L. (Col. Ptin.) Zool. Anz. 110. 1935, p. 324.

Ueber einige Fälle von Darmausstülpung bei den Larven von Bombyx mori L. (Lep. Bomb.) Zool. Anz. 112. 1935, p. 268.

Abb. 1. Cicindela campestris L. Corneaquerschnitt. Vergr. 40×.

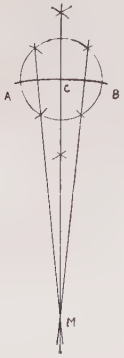


Abb. 3. Figur für die Konstruktion des Krümmungsradius der Cornealinse.

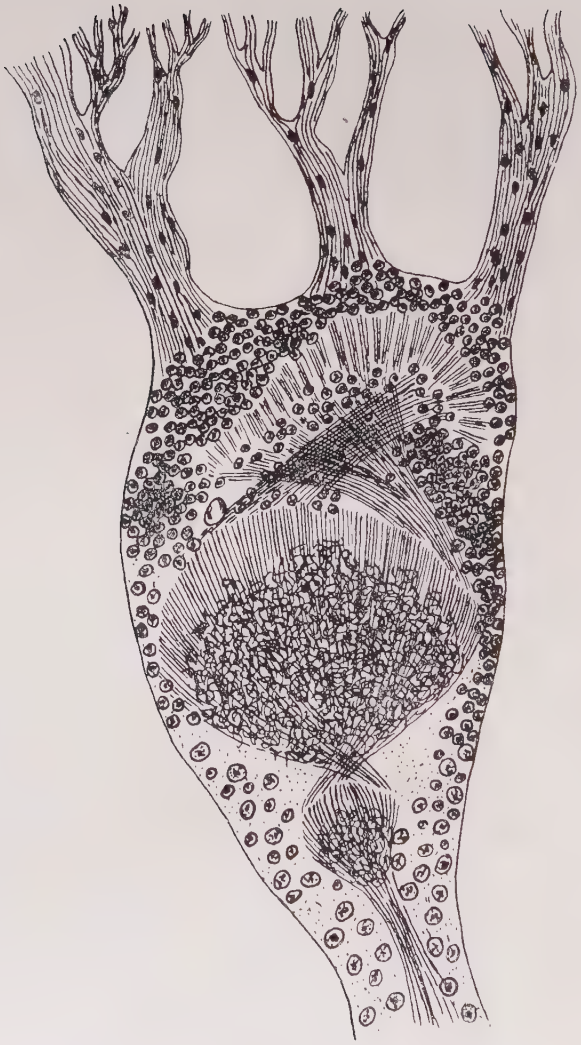

Abb. 2. Carabus auratus L. Optische Ganglien. Vergr. 70×.

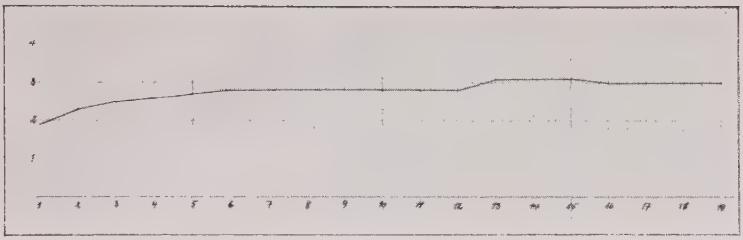

Abb. 4. Winkelkurve des Elementarsehfeldes. 1—19 Ommatidientriaden. Carabus auratus L.

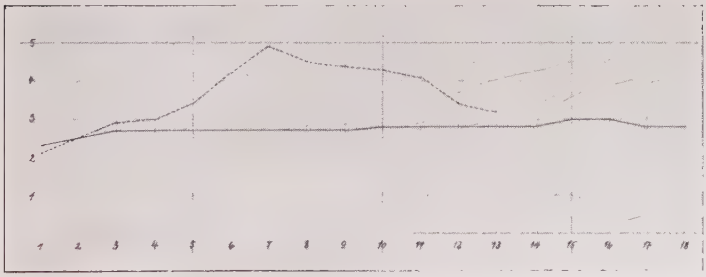

Abb. 5. Winkelkurve des Elementarsehfeldes. 1—18 Ommatidientriaden. ——— Carabus granulatus L. ..... Calathus fuscipes Goeze.

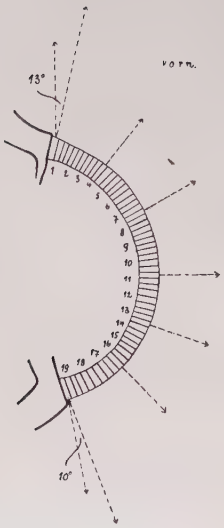


Abb. 6. Carabus auratus L. Corneaquerschnitt. Vergr. 40×.

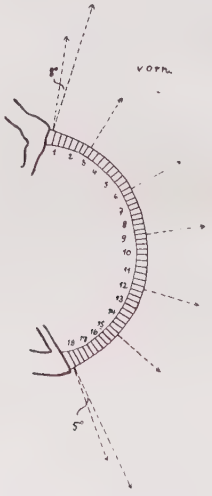


Abb. 7. Carabus granulatus L. Corneaquerschnitt. Vergr. 40×.

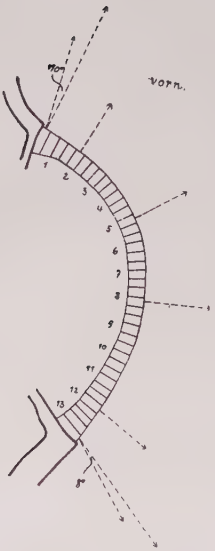

Abb. 8. Calathus fuscipes Goeze. Corncaqu rschnitt. Vergr. 70×.

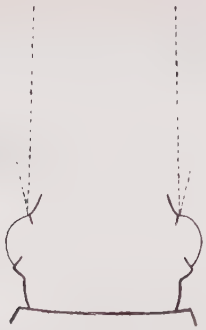

Abb. 9. Carabus auratus L. Kopf horizontal geschnitten. Vergr. 20×.

Abb. 10. Carabus granulatus L. Kopf horizontal geschnitten. Vergr. 20×.

Abb. 11. Calathus fuscipes Goeze. Kopf horizontal geschnitten. Vergr. 20×.

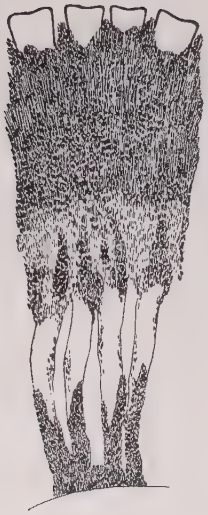

Abb. 12. Carabus auratus L. Pigmentverteilung in den Facetten. Vergr. 450×.

Abb. 13. Carabus granulatus L. Pigmentverteilung in den Facetten. Vergr. 450×.

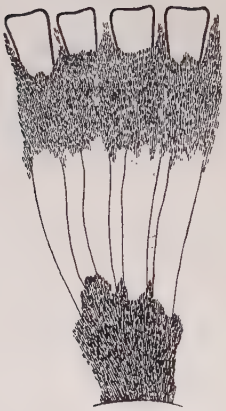

Abb. 14. Calathus fuscipes Goeze. Pigmentverteilung in den Facetten. Vergr. 450×.

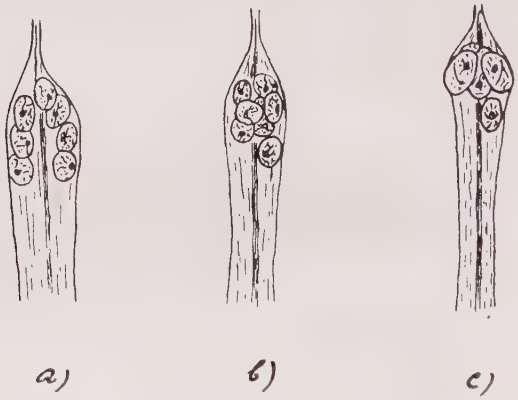


Abb. 15. Lage der Sehzellenkerne. Vergr. 450×
a) Carabus auratus L. b) Carabus granulatus L. c) Calathus fuscipes Goeze.